



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

### About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



## A propos de ce livre

Ceci est une copie numérique d'un ouvrage conservé depuis des générations dans les rayonnages d'une bibliothèque avant d'être numérisé avec précaution par Google dans le cadre d'un projet visant à permettre aux internautes de découvrir l'ensemble du patrimoine littéraire mondial en ligne.

Ce livre étant relativement ancien, il n'est plus protégé par la loi sur les droits d'auteur et appartient à présent au domaine public. L'expression "appartenir au domaine public" signifie que le livre en question n'a jamais été soumis aux droits d'auteur ou que ses droits légaux sont arrivés à expiration. Les conditions requises pour qu'un livre tombe dans le domaine public peuvent varier d'un pays à l'autre. Les livres libres de droit sont autant de liens avec le passé. Ils sont les témoins de la richesse de notre histoire, de notre patrimoine culturel et de la connaissance humaine et sont trop souvent difficilement accessibles au public.

Les notes de bas de page et autres annotations en marge du texte présentes dans le volume original sont reprises dans ce fichier, comme un souvenir du long chemin parcouru par l'ouvrage depuis la maison d'édition en passant par la bibliothèque pour finalement se retrouver entre vos mains.

## Consignes d'utilisation

Google est fier de travailler en partenariat avec des bibliothèques à la numérisation des ouvrages appartenant au domaine public et de les rendre ainsi accessibles à tous. Ces livres sont en effet la propriété de tous et de toutes et nous sommes tout simplement les gardiens de ce patrimoine. Il s'agit toutefois d'un projet coûteux. Par conséquent et en vue de poursuivre la diffusion de ces ressources inépuisables, nous avons pris les dispositions nécessaires afin de prévenir les éventuels abus auxquels pourraient se livrer des sites marchands tiers, notamment en instaurant des contraintes techniques relatives aux requêtes automatisées.

Nous vous demandons également de:

- + *Ne pas utiliser les fichiers à des fins commerciales* Nous avons conçu le programme Google Recherche de Livres à l'usage des particuliers. Nous vous demandons donc d'utiliser uniquement ces fichiers à des fins personnelles. Ils ne sauraient en effet être employés dans un quelconque but commercial.
- + *Ne pas procéder à des requêtes automatisées* N'envoyez aucune requête automatisée quelle qu'elle soit au système Google. Si vous effectuez des recherches concernant les logiciels de traduction, la reconnaissance optique de caractères ou tout autre domaine nécessitant de disposer d'importantes quantités de texte, n'hésitez pas à nous contacter. Nous encourageons pour la réalisation de ce type de travaux l'utilisation des ouvrages et documents appartenant au domaine public et serions heureux de vous être utile.
- + *Ne pas supprimer l'attribution* Le filigrane Google contenu dans chaque fichier est indispensable pour informer les internautes de notre projet et leur permettre d'accéder à davantage de documents par l'intermédiaire du Programme Google Recherche de Livres. Ne le supprimez en aucun cas.
- + *Rester dans la légalité* Quelle que soit l'utilisation que vous comptez faire des fichiers, n'oubliez pas qu'il est de votre responsabilité de veiller à respecter la loi. Si un ouvrage appartient au domaine public américain, n'en déduisez pas pour autant qu'il en va de même dans les autres pays. La durée légale des droits d'auteur d'un livre varie d'un pays à l'autre. Nous ne sommes donc pas en mesure de répertorier les ouvrages dont l'utilisation est autorisée et ceux dont elle ne l'est pas. Ne croyez pas que le simple fait d'afficher un livre sur Google Recherche de Livres signifie que celui-ci peut être utilisé de quelque façon que ce soit dans le monde entier. La condamnation à laquelle vous vous exposeriez en cas de violation des droits d'auteur peut être sévère.

## À propos du service Google Recherche de Livres

En favorisant la recherche et l'accès à un nombre croissant de livres disponibles dans de nombreuses langues, dont le français, Google souhaite contribuer à promouvoir la diversité culturelle grâce à Google Recherche de Livres. En effet, le Programme Google Recherche de Livres permet aux internautes de découvrir le patrimoine littéraire mondial, tout en aidant les auteurs et les éditeurs à élargir leur public. Vous pouvez effectuer des recherches en ligne dans le texte intégral de cet ouvrage à l'adresse <http://books.google.com>

UNIVERSITY OF TORONTO

OF SCIENCES

1911, 1912, 1913, 1914







THE LIBRARY  
OF  
THE UNIVERSITY  
OF CALIFORNIA

PRESENTED BY  
PROF. CHARLES A. KOFOID AND  
MRS. PRUDENCE W. KOFOID



**BIBLIOTHÈQUE**  
**DES**  
**SCIENCES CONTEMPORAINES**

**PUBLIÉE AVEC LE CONCOURS**

**DES SAVANTS ET DES LITTÉRATURES LES PLUS DISTINGUÉS**

**PAR**

**LA LIBRAIRIE C. REINWALD**  
**SCHLEICHER FRÈRES, ÉDITEURS**

**15, rue des Saints-Pères, Paris.**

---

Depuis le siècle dernier, les sciences ont pris un énergique essor en s'inspirant de la féconde méthode de l'observation et de l'expérience. On s'est mis à recueillir, dans toutes les directions, les faits positifs, à les comparer, à les classer et à en tirer les conséquences légitimes.

Les résultats déjà obtenus sont merveilleux. Des problèmes qui sembleraient devoir à jamais échapper à la connaissance de l'homme ont été abordés et en partie résolus, et cet immense trésor de faits nouveaux, non seulement a renouvelé les sciences déjà existantes, mais a servi de matière à des sciences nouvelles du plus saisissant intérêt.

L'*Archéologie préhistorique* nous a reconquis, dans la profondeur des siècles disparus, des ancêtres non soupçonnés et reconstitué, à force de découvertes, l'industrie, les mœurs, les types de l'homme primitif à peine échappé à l'animalité.

L'*Anthropologie* a ébauché l'histoire naturelle du groupe humain dans le temps et dans l'espace, le suit dans ses évolutions organiques, l'étudie dans ses variétés, races et espèces, et creuse ces grandes questions de l'origine de la vie, de l'influence des milieux, de l'hérédité, des croisements, des rapports avec les autres groupes animaux, etc., etc.

La *Linguistique* retrouve, par l'étude comparée des idiomes, les formes successives du langage, les analyse et prépare, pour ainsi dire, une histoire de la pensée humaine, saisie à son origine même et suivie à travers les âges.

La *Mythologie comparée* nous fait assister à la création des dieux, classe les mythes, étudie les lois de leur naissance et de leur développement à travers les innombrables formes religieuses.

Toutes les autres sciences, Biologie, Astronomie, Physique, Chimie, Zoologie, Géologie, Géographie, Botanique, Hygiène, etc., ont été, sous l'influence de la même méthode, étendues, régénérées, enrichies et appelées à se prêter un mutuel secours. Cette influence s'est même étendue à des sciences que la fantaisie et l'esprit de système avaient dépouillées de toute précision et de toute réalité, l'Histoire, la Philosophie, la Pédagogie, l'Economie politique, etc.

Mais jusqu'à présent ces magnifiques acquisitions de la libre recherche n'ont pas été mises à la portée des gens du monde : elles sont éparses dans une multitude de recueils, mémoires et ouvrages spéciaux. Le public ne les trouve nulle part à l'état d'ensemble, d'exposition élémentaire et méthodique, débarrassées de l'appareil scientifique, condensées sous une forme accessible.

Et cependant il n'est plus permis de rester étranger à ces conquêtes de l'esprit scientifique moderne, de quelque œil qu'on les envisage. A chaque instant, dans les conversations, dans les lectures, on se heurte à des controverses sur ces nouveautés : le Darwinisme, la Théorie mécanique de la chaleur, la Corrélation des forces naturelles, l'Atomisme, la Descendance de l'homme, la Prévision du temps, les Théories cérébrales, etc. ; on se sent honteux de se trouver pris en flagrant délit d'ignorance. Et puis, considération bien supérieure, c'est par la science universalisée, déposée dans toutes les consciences, que nous mettrons fin à notre anarchie intellectuelle et que nous marcherons vraiment à la régénération.

De ces réflexions est née la présente entreprise. On s'est adressé à des savants pour obtenir de chacun d'eux, dans la spécialité qui fait l'objet constant de ses études, le *Manuel* précis, clair, accessible, de la science à laquelle il s'est voué, dans son état le plus récent et dans son en-

semble le plus général. Par conséquent, pas de compilations de seconde main. Chacun s'est renfermé dans le domaine où sa compétence est incontestable. Chaque traité formera un seul volume, avec gravures quand ce sera nécessaire, et de prix modeste. Jamais la vraie science, la science consciencieuse et de bon aloi ne se sera faite ainsi toute à tous.

Un plan uniforme, fermement maintenu par un comité de rédaction, préside à la distribution des matières, aux proportions de l'œuvre et à l'esprit général de la collection.

---

### CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Cette collection paraît par volumes in-12, format anglais, aussi agréable pour la lecture que pour la bibliothèque ; chaque volume a de 10 à 15 feuilles, ou de 350 à 500 pages au moins. Les prix varient, suivant la nécessité.

### EN VENTE

- I. **La Biologie**, par le docteur Charles Letourneau. 4<sup>e</sup> édition. 1 volume de xii-506 pages avec 113 gravures. — Prix : broché, 4 fr. 50 ; relié, toile anglaise..... 5 francs.
- II. **La Linguistique**, par Abel Hovelacque. 4<sup>e</sup> édition. 1 vol. de xvi-450 pages. — Prix : br., 4 fr. 50 ; relié, toile anglaise. 5 fr.
- III. **L'Anthropologie**, par le docteur Paul Topinard, avec préface du professeur Paul Broca. 5<sup>e</sup> édition. 1 volume de xvi-560 pages avec 52 gravures. — Prix : broché, 5 francs ; relié, toile anglaise..... 5 fr. 75
- IV. **L'Esthétique**, par Eugène Véron, directeur du journal *l'Art*. — Origine des Arts. — Le Goût et le Génie. — Définition de l'Art et de l'Esthétique. — Le Style. — L'Architecture. — La Sculpture. — La Peinture. — La Danse. — La Musique. — La Poésie. — L'Esthétique de Platon. — 3<sup>e</sup> édition. 1 vol. de xxviii-496 pages. — Prix : broché, 4 fr. 50 ; relié... 5 fr.
- V. **La Philosophie**, par André Lefèvre. 2<sup>e</sup> édition. 1 vol. de iv-636 pages. Prix : br., 5 francs ; relié, toile anglaise. 5 fr. 75
- VI. **La Sociologie** d'après l'Ethnographie, par le docteur Charles Letourneau. 3<sup>e</sup> édition. 1 vol. de xvi-608 pages. — Prix : broché, 5 francs ; relié, toile anglaise..... 5 fr. 75
- VII. **La Science économique**, par Yves Guyot. 2<sup>e</sup> édition. 1 vol. de xxxviii-552 pages, avec 67 graphiques. — Prix : broché, 5 francs ; relié, toile anglaise ..... 5 fr. 75



- VIII. Le Préhistorique**, antiquité de l'homme, par G. de Mortillet. 2<sup>e</sup> édition. 1 vol. de xx-658 pages, avec 64 gravures. — Prix : broché, 5 francs ; relié, toile anglaise..... 5 fr. 75
- IX. La Botanique**, par J.-L. de Lanessan. 1 volume de viii-562 pages, avec 132 gravures. — Prix : broché, 5 francs ; relié, toile anglaise..... 5 fr. 75
- X. La Géographie médicale**, par le docteur A. Bordier. 1 vol. de xxiv-662 pages. — Prix : broché..... 5 fr.  
Le cahier de 21 cartes explicatives se vend séparément en sus du prix du volume..... 2 fr.  
Les exemplaires reliés en toile anglaise, avec les cartes insérées aux endroits utiles, se vendent..... 7 fr. 50
- XI. La Morale**, par Eugène Véron. 1 vol. de xxxii-484 pages. Prix : broché, 4 fr. 50 ; relié, toile anglaise..... 5 fr.
- XII. La Politique expérimentale**, par Léon Donnat. 2<sup>e</sup> édition revue, corrigée et augmentée d'un appendice sur les récentes applications de la méthode expérimentale en France. 1 vol. de xii-588 pages. Prix : broché, 5 fr. ; relié... 5 fr. 75
- XIII. Les Problèmes de l'histoire**, par Paul Mougeolle. 1 vol. de xxvi-472 pages. Prix : broché, 5 francs ; relié..... 5 fr. 75
- XIV. La Pédagogie**, par C. Issaurat. 1 vol. de xii-500 pages. Prix : broché, 5 francs ; relié, toile anglaise..... 5 fr. 75
- XV. L'Agriculture et la Science agronomique**, par Albert Larbalétrier. 1 vol. de xxiv-568 pages. Prix : broché, 5 francs ; relié, toile anglaise..... 5 fr. 75
- XVI. La Physico-Chimie**, son rôle dans les phénomènes naturels astronomiques, géologiques et biologiques, par le docteur Fauvelle. 1 vol. de xxiv-512 pages. Prix : broché, 5 francs ; relié, toile anglaise..... 5 fr. 75
- XVII. La Religion**, par André Lefèvre, professeur à l'École d'anthropologie de Paris. 1 vol. de xlii-586 pages. — Prix : broché, 5 fr. ; relié, toile anglaise..... 5 fr. 75
- XVIII. L'Embryologie générale**, par le docteur Louis Roule, professeur à la Faculté des sciences de Toulouse. 1 vol. de xiv-510 pages, avec 121 figures. Prix : broché, 5 francs ; relié, toile anglaise..... 5 fr. 75
- XIX. L'Ethnographie criminelle** d'après les observations et les statistiques judiciaires recueillies dans les colonies françaises, par le docteur A. Corre. 1 vol. de x-521 pages. Prix : broché, 5 francs ; relié, toile anglaise..... 5 fr. 75

BIBLIOTHÈQUE  
DES  
SCIENCES CONTEMPORAINES  
XVIII

## DU MÊME AUTEUR

Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence.

1<sup>re</sup> partie : Phallusiadées. (*Annales du musée d'histoire naturelle de Marseille*, II, 1884-1886.)

2<sup>e</sup> partie : Revision des espèces de Phallusiadées des côtes de Provence. (*Recueil zoologique suisse*, III, 1885-1886.)

3<sup>e</sup> partie : Cynthiadées et Molgulidées. (*Annales des sciences naturelles; zoologie*, 1886.)

Description de quelques coquilles fossiles dans le calcaire lacustre de Rognac. (*Bulletin de la Société malacologique de France*, 1884.)

Recherches sur le terrain fluvio-lacustre inférieur de Provence. (*Annales des sciences géologiques*, 1885.)

Nouvelles recherches sur les Mollusques du terrain lacustre inférieur de Provence. (*Annales de la Société malacologique de France*, 1886.)

Études histologiques sur les Mollusques lamellibranches. (*Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1887.)

Observations sur la genèse et l'évolution des feuilletts blastodermiques chez les Annélides. (*Revue biologique du nord de la France*, 1888 )

Cours de zoologie générale et médicale, recueilli par A. Suis. (Paris-Toulouse, 1889.)

Étude sur le développement des Annélides. — Ouvrage couronné par l'Institut : grand prix des sciences physiques pour 1889. — (*Annales des sciences naturelles; zoologie*, 1889.)

Remarques sur l'origine des centres nerveux chez les Cœlomates. (*Archives de zoologie expérimentale*, 1890.)

Étude sur la structure et sur le développement du tissu musculaire. (Toulouse, 1891.)

Considérations sur l'embranchement des Trochozoaires. (*Annales des sciences naturelles; zoologie*, 1891.)

Plusieurs notes et études publiées dans les *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, dans la *Revue générale des sciences pures et appliquées*, et dans la *Revue scientifique (Revue rose)*.

## EN PRÉPARATION

*Traité d'embryologie comparée des animaux.*

BIBLIOTHÈQUE DES SCIENCES CONTEMPORAINES

---

# L'EMBRYOLOGIE

## GÉNÉRALE

PAR

LE D<sup>R</sup> LOUIS ROULE

LAURÉAT DE L'INSTITUT (GRAND PRIX DES SCIENCES PHYSIQUES)  
PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE TOULOUSE

---

121 figures intercalées dans le texte

---

PARIS

C. REINWALD & C<sup>ie</sup>, LIBRAIRES-ÉDITEURS

15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15

---

1893

Tous droits réservés.





k. QL 955

P 6

Bur

L. 1. 1

## PRÉFACE

---

Comme son titre l'indique, cet ouvrage est destiné à mettre en lumière les données générales de l'embryologie. Les recherches entreprises durant ces dernières années sur le développement des animaux ont été assez nombreuses, et assez couronnées de succès, pour qu'il soit permis d'extraire des matériaux accumulés une certaine quantité de notions préliminaires, qui constituent une base et comme une sorte d'introduction aux études de l'anatomie et de l'embryologie comparées.

L'auteur ne s'est point dissimulé les difficultés de sa tâche, qui se présentaient de plus en plus ardues à mesure qu'il avançait dans la rédaction de son livre, et il ne se flatte pas de les avoir toutes résolues. Il lui a été nécessaire tout d'abord de se créer une méthode d'exposition, pour rassembler suivant un ordre logique des documents nombreux et divers, et d'élaguer les détails pour retenir seulement le nécessaire et l'important. Au surplus, afin d'éviter que cet ouvrage n'ait un aspect trop abstrait, il lui a fallu donner des exemples fréquents, mais sans trop insister à leur égard pour ne pas masquer le fait principal, et pour ne

M374134

point encombrer par des considérations particulières et de portée restreinte un exposé déjà bien aride. Cette double nécessité, jointe aux exigences du format, donne souvent au style un caractère de sécheresse et de brièveté qui était inévitable. Il lui a été d'obligation, dans beaucoup de cas et pour les mêmes motifs, de ne point mentionner des données d'une grande valeur, ou de les signaler en peu de mots. L'auteur espère qu'on lui pardonnera ces défauts, en raison même des difficultés qui s'offraient. Il s'est efforcé, dans la mesure du possible, d'éviter les hypothèses, quelque séduisantes qu'elles paraissent, et de s'en tenir aux faits, aux conclusions immédiates qui découlent de leur comparaison méthodique, afin de conserver intacte cette précision scientifique dont on ne doit jamais s'écarter. Le livre entier a été rédigé suivant cet esprit.

Une des parts les plus importantes de ce volume est consacrée à la segmentation ovulaire, au développement des feuilletts blastodermiques, et à la synthèse qu'il est permis de faire, dans les termes actuels de la science, des procédés divers d'après lesquels ces deux phénomènes se présentent. Des figures nombreuses, groupées en tableaux, et disposées dans le but de montrer les séries des modifications successives, ont été jointes au texte afin de faciliter sa compréhension ; ces dessins exécutés, pour la plupart à l'état presque diagrammatique, et rendus ainsi plus explicatifs, sont dus au crayon de mon élève, M. L. Jammes, auquel je

ne saurais trop adresser de remerciements. Ces notions nouvelles ont nécessité, par la force des choses et pour éviter de longues et fréquentes périphrases, l'emploi de plusieurs expressions inédites; un petit dictionnaire, qui termine l'ouvrage, donne pour chacune d'elles, afin d'éviter parfois de fastidieuses recherches, son sens et son étymologie.

Le but que se propose l'auteur serait atteint, d'après lui, s'il parvenait à montrer que l'embryologie n'est plus un répertoire de petits détails distincts, mais bien une science complète, ayant sa méthode et ses principes généraux, et commençant à occuper dans la biologie sa véritable place : celle d'une base sur qui s'appuient les autres parties de l'histoire naturelle, et sans laquelle il est impossible de concevoir les relations réelles des êtres.

---



# TABLE MÉTHODIQUE DES MATIÈRES

---

PRÉFACE.....	1
--------------	---

## CHAPITRE I.

### GÉNÉRALITÉS.

§ 1. Introduction.....	1
I. Vues d'ensemble.....	1
II. Structure essentielle des animaux... ..	4
§ 2. Historique.....	

## CHAPITRE II.

### DE LA REPRODUCTION.

I. Reproduction dans son ensemble... ..	17
II. Phénomènes de la reproduction.....	19
III. Des générateurs.....	21
IV. De la genèse des germes.....	23
Phénomènes préalables.....	24
Phénomènes génétiques.....	28
Relations du générateur et de ses germes.....	30
V. Développement des germes.....	34
VI. Résumé général.....	35

## CHAPITRE III.

### DE LA REPRODUCTION ASEXUÉE.

I. Généralités.....	38
II. Modes reproducteurs asexués.....	40
Fissiparité ou schizogonie.....	40
Gemmiparité ou bourgeonnement.....	43
Sporulation.....	47
Gemmulation.....	49



## CHAPITRE IV.

## DES ÉLÉMENTS SEXUELS.

§ 1. Généralités sur la sexualité.....	53
I. Sexualité dans son ensemble.....	53
II. Genèse des éléments sexuels.....	56
§ 2. Des modes de la sexualité.....	60
I. Parthénogenèse.....	60
II. Fécondation.....	63
§ 3. Du spermatozoïde.....	65
§ 4. De l'ovule.....	67
I. Structure.....	67
II. Maturation.....	74

## CHAPITRE V.

DE LA FÉCONDATION, DE LA SEGMENTATION ET DES FEUILLETS  
BLASTODERMIQUES.

§ 1. Généralités.....	78
I. Vues d'ensemble.....	78
II. Histoire et définition.....	83
§ 2. Fécondation.....	90
I. Vues d'ensemble.....	90
II. Étude de la fécondation.....	92
III. Phénomènes accessoires.....	100
§ 3. Segmentation.....	101
I. Qualités des ovules.....	101
II. Modes de la segmentation.....	104
§ 4. Blastoderme et feuillets blastodermiques primordiaux.	114
I. Blastoderme.....	114
II. Mode blastulaire ou blastulation.....	117
Procédé endocytulaire ou cytulation.....	119
Procédé gastrulaire ou gastrulation.....	124
III. Mode planulaire ou planulation.....	130
Planulation directe et planules directes.....	134
Planulation indirecte et planules indirectes....	137
IV. Résumé général.....	145
§ 5. Feuillets blastodermiques définitifs.....	146
I. Généralités.....	146
États du mésoderme.....	151
États du coelome.....	155

## TABLE MÉTHODIQUE DES MATIÈRES.

XI

Du blastocœle.....	158
Résumé général.....	159
II. Pléomésoderme.....	160
III. Cœlomésoderme schizocœlien.....	163
Cœlomésoderme schizocœlien des Arthropodes..	166
Cœlomésoderme schizocœlien des Vers.....	168
IV. Cœlomésoderme entérocoœlien.....	173
Cœlomésoderme entérocoœlien simple.....	176
Cœlomésoderme entérocoœlien double.....	180

## CHAPITRE VI.

### DÉVELOPPEMENT DES TISSUS.

I. Généralités.....	185
II. Tissus épithéliaux.....	188
III. Tissus conjonctifs.....	189
V. Tissus musculaires.....	193
VI. Tissus nerveux.....	199

## CHAPITRE VII.

### DÉVELOPPEMENT DES ORGANES.

I. Généralités.....	202
II. Examen des principaux organes.....	206
Téguments.....	206
Système nerveux.....	207
Système digestif.....	208
Système irrigateur.....	212
Appareils respiratoires.....	215
Organes de désassimilation.....	215
Organes sexuels.....	216

## CHAPITRE VIII.

### DES FORMES EMBRYONNAIRES.

§ 1. Généralités.....	221
I. Considérations générales.....	221
II. Développements larvaires ou dilatés.....	227
III. Développements fœtaux condensés ou abrégés....	230
IV. Résumé général.....	236
§ 2. Phases embryonnaires dans leur ensemble.....	237
I. Embryons considérés en eux-mêmes.....	237
II. Embryons considérés dans leurs rapports avec les milieux extérieurs.....	240

§ 3. Principales formes de développements larvaires.....	243
I. Généralités.....	243
II. Origine des larves.....	247
III. Formes des larves.....	251
§ 4. Principales formes de développements fœtaux ...	256
I. Généralités.....	256
II. Principaux types de développements fœtaux.....	257
§ 5. Alternances de générations.....	260
I. Généralités ...	260
II. Hétérogonie.....	264
III. Métagenèse.....	266
Métagenèse fissipare.....	267
Métagenèse gemmipare.....	268
Métagenèse gemmulaire.....	270

## CHAPITRE IX.

### LES LOIS DE L'EMBRYOLOGIE.

§ 1. De l'évolution des êtres organisés.....	273
I. Généralités.....	273
II. Évolution en général.....	282
III. Des procédés évolutifs.....	298
De l'adaptation.....	302
De l'hérédité.....	309
IV. Résumé général.....	326
Résumé des notions précédentes.....	327
Application des notions précédentes à l'embryo- logie.....	330
§ 2. Lois de l'embryologie dépendantes de l'hérédité.....	334
I. Loi principale, ou de l'hérédité embryonnaire.....	334
II. Lois secondaires.....	342
Loi de la concordance.....	342
Loi de la constance d'origine.....	344
Loi de la fixité des connexions.....	348
§ 3. Lois de l'embryologie dépendantes de l'adaptation.....	352
I. Loi principale, ou de l'adaptation embryonnaire..	352
II. Lois secondaires.....	359
Loi de l'omission.....	359
Loi du déplacement.....	360
Loi de la répartition..	362

## CHAPITRE X.

## ESSAI D'UNE CLASSIFICATION EMBRYOLOGIQUE DES ANIMAUX.

§ 1. Méthode naturelle.....	363
I. Généralités.....	363
II. Méthode.....	367
Marche à suivre.....	367
Expression de la classification.....	373
§ 2. Division du règne animal en embranchements.....	375
§ 5. Division des embranchements en classes.....	386
I. Protozoaires.....	386
Caractères..	386
Classification.....	387
Affinités .....	389
II. Mésozoaires ou Aneuriens.....	390
Caractères.....	390
Classification .....	391
Affinités.....	392
III. Spongiaires.....	393
Caractères.....	392
Classification .....	393
Affinités.....	394
IV. Hydrozoaires .....	394
Caractères.....	394
Classification .....	396
Affinités.....	396
V. Scyphozoaires.....	397
Caractères.....	397
Classification.....	399
Affinités.....	400
VI. Plathelminthes .....	401
Caractères.....	401
Classification.....	405
Affinités.....	406
VII. Némathelminthes.....	407
Caractères.....	407
Classification et affinités. ....	409
VIII. Trochozoaires.....	411
Caractères.....	411
Classification.....	416
Affinités .....	424

IX. Arthropodes.....	425
Caractères .....	425
Classification .....	434
Affinités.....	438
X. Chœtognathes.....	448
XI. Néphrophores.....	450
XII. Échinodermes.....	453
Caractères.....	433
Classification .....	456
Affinités.....	457
XIII. Entéropneustes .....	461
XIV. Tuniciers .....	462
Classification et affinités.....	463
XV. Vertébrés.....	464
Caractères.....	464
Classification .....	474
Affinités.....	478
LEXIQUE DES TERMES TECHNIQUES.....	485
LISTE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS .....	498
LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX.....	501
TABLE ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES.....	505

# L'EMBRYOLOGIE

## GÉNÉRALE

---

### CHAPITRE I

#### GÉNÉRALITÉS.

##### § 1. — Introduction.

I. — La *Biologie* est la science qui traite des êtres vivants. Elle se compose de deux parties, dont la première a pour objet d'étudier les formes présentées par ces êtres, et la seconde d'examiner les fonctions de ces mêmes êtres; l'une est la *Morphologie*, l'autre la *Physiologie*.

La morphologie se divise elle-même en deux parts. Les formes des êtres vivants ne sont pas immuables dans le temps. Chaque individu est, au début de son existence, d'une simplicité fort grande par rapport à la complexité qu'il atteint ensuite; sa structure se modifie sans cesse pendant qu'il se perfectionne, et sa disposition change en conséquence. Les organismes qui existaient au moment où la vie a fait son apparition sur le globe étaient loin d'être aussi élevés que ceux venus plus tard; en parcourant par la pensée l'immense série des générations qui se sont succédé depuis cette époque lointaine — dans la limite où il est possible de le faire d'après les observations acquises et les conceptions qu'elles suggèrent — on voit les formes varier et subir des modifications incessantes pour aboutir, en partant de l'état primordial et uniformément simple, aux dispositions complexes et diverses offertes dans les périodes plus récentes. La morphologie a donc un double but : elle étudie les orga-

nismes parvenus à leur aspect définitif, et les changements qu'ils subissent pour y arriver. La première de ces sciences morphologiques est l'*Anatomie* ; la seconde est la *Morphogénie*.

L'anatomie, bornant son rôle à examiner les êtres vivants lorsqu'ils sont adultes, se compose d'un nombre considérable de faits, différents les uns des autres, que la morphogénie doit grouper pour les placer dans leur vraie signification et avec leurs rapports réels. La morphogénie, tout en considérant les divers aspects présentés par les êtres dans leurs changements pour aller du simple au complexe, montrant ainsi comment celui-ci provient de celui-là et la valeur exacte de chacun, a encore un autre but : celui de préciser comment ces dispositions dissemblables se lient entre elles et découlent les unes des autres. Si les individus sont isolés dans l'espace, ils ne le sont point dans le temps ; le corps de chacun d'eux est produit par une parcelle empruntée au corps d'un organisme préexistant, d'un générateur ; cette liaison des individus entre eux dans le temps, et cela depuis le début de la vie, entraîne comme conséquence celle des diverses formes qu'ils ont possédées au cours des âges. La connaissance de ces modifications dépendantes est du ressort de la *Morphogénie généalogique*, ou plus simplement de la *Généalogie*, encore nommée *Phylogénie* par Hæckel et divers auteurs. Il nous est naturellement impossible d'acquérir des notions directes sur cette généalogie lointaine des êtres, mais il nous est permis de la concevoir d'après la *Morphogénie individuelle* ou *Embryologie* ; des comparaisons indiscutables, exposées plus loin (chap. IX), montrent en effet que les changements subis par chaque individu pour s'élever à l'état parfait décèlent, avec une fidélité assez grande dans beaucoup de cas, ceux supportés autrefois par les ancêtres de cet individu.

La morphogénie, ou étude de la morphogenèse des êtres, c'est-à-dire des modifications qu'ils présentent dans leurs dispositions organiques, comprend donc deux parties : la

*Généalogie et l'Embryologie.* La première est consacrée à l'examen des changements subis par les générations successives d'êtres qui ont vécu sur notre globe, la seconde à celui des formes offertes par chaque individu dans son développement particulier. L'embryologie, ou étude des embryons et de la morphogenèse individuelle, est souvent le seul recours pour arriver à concevoir la généalogie. En un certain nombre de cas cependant, elle puise de précieuses indications complémentaires dans l'*Anatomie comparée*, c'est-à-dire dans cette branche de l'anatomie qui compare les uns aux autres les corps des individus, soit vivants, soit fossiles, pour tâcher d'extraire de cet examen des notions sur la manière dont leurs organisations se lient les unes aux autres ; la partie de l'anatomie qui s'occupe des êtres fossiles porte plus spécialement le nom de *Paléontologie*.

Les tendances de l'embryologie ne portent donc pas strictement sur l'étude des modifications subies dans le cours du développement ; cette science n'est pas un simple répertoire de faits. De même que l'anatomie, elle est capable, en s'aidant de la méthode de comparaison, de faire apprécier avec justesse les relations naturelles des êtres ; sa valeur, en ce sens, est supérieure à celle de l'anatomie, car celle-ci se borne à considérer un seul des états présentés par les individus, tandis que l'embryologie les examine tous. Rien de ce qui constitue l'organisme ne lui est étranger ; elle montre comment cet organisme se façonne peu à peu, comment il parvient à acquérir sa structure définitive en traversant une série de phases préparatoires qui représentent autant d'ébauches, comment enfin il arrive à une complexité extrême tout en partant d'une simplicité fort grande. L'être est ainsi connu en entier, depuis son commencement jusqu'à sa fin, et il est aisé par suite d'apprécier avec précision la valeur des particularités qu'il présente.

En permettant de reconnaître exactement les affinités naturelles des corps vivants ; en montrant que ces corps ne sont pas dès leur origine conformés comme à l'état adulte, mais



se développent en débutant par une structure fort simple qu'ils compliquent peu à peu, l'embryologie possède une grande importance philosophique. Les faits qui la concernent aboutissent tous aux mêmes résultats : la notion de la plasticité des êtres organisés, et celle de leur ressemblance d'autant plus grande qu'ils sont plus proches de leur commencement. Ces êtres ne sont pas, dès leur origine, fixés définitivement dans leur forme, mais parviennent jusqu'à elle en l'ébauchant et se modifiant à mesure ; et ils sont d'autant plus semblables entre eux qu'on les prend à un état plus voisin de leur début. L'impression fournie par l'examen des données embryologiques est celle d'une évolution ménagée s'accomplissant dans des sens divers, depuis une base commune à tous les êtres, et reproduisant ainsi en petit, en résumé, l'évolution qui s'est manifestée au cours des âges pour produire la nature telle que nous la voyons aujourd'hui.

II. — Malgré les dissemblances qui existent entre les divers groupes d'animaux, leur structure fondamentale est toujours la même. Les animaux, comme les végétaux du reste, sont constitués par une substance particulière, la seule de sa nature à la surface de notre globe, désignée sous le nom de *protoplasme* ; cette substance, formée essentiellement par la combinaison de quatre corps simples, l'oxygène, l'hydrogène, le carbone et l'azote, jouit de propriétés spéciales, dont les manifestations produisent dans leur ensemble ce que l'on appelle la *vie*. Le protoplasme n'est pas à l'état brut dans l'organisme ; il est toujours concrété en petits éléments, généralement invisibles à l'œil nu, et désignés par l'expression de *cellules*. Le corps des animaux les plus simples consiste en une seule cellule, celui des animaux plus complexes est produit par l'agrégation d'un nombre variable de cellules ; mais ces éléments ne font jamais défaut. Dans le cas où plusieurs cellules sont placées côte à côte pour constituer un être, il se manifeste entre elles des diffé-

rences de formes et de fonctions ; les cellules dont le rôle et l'aspect sont semblables se groupent pour composer des *tissus* ; les tissus se combinent eux-mêmes les uns avec les autres pour engendrer des *organes*. Mais, malgré cette diversité apparente, il n'existe dans l'ensemble du monde animal qu'une quantité minime de tissus et d'organes, qui se disposent et s'arrangent d'après un grand nombre de plans ; ils parviennent ainsi à créer un chiffre considérable de structures diverses, tout en restant eux-mêmes, en conservant leur structure, et ne différant les uns des autres que par leur forme et leur situation dans l'économie.

Les êtres étant ainsi des assemblages d'organes, qui sont eux-mêmes composés de tissus, et ces derniers étant produits par l'union des cellules, il est possible de se représenter tous les corps vivants comme réductibles à la notion de la cellule et du protoplasme. Cette unité de structure fondamentale se répercute sur le développement. Les premières phases embryonnaires des animaux sont semblables, et s'effectuent suivant un petit nombre de procédés qui interviennent constamment, quelles que soient les différences des organismes définitifs. Le point de départ d'un animal formé par l'assemblage de plusieurs cellules est toujours une seule cellule primitive, l'*ovule*, qui, en se divisant et se segmentant un certain nombre de fois, arrive à produire peu à peu l'individu complet. Les moyens mis en œuvre pour établir les premiers états de l'évolution se ramènent tous à une faible quantité de types principaux ; les différences embryologiques entre les groupes d'animaux n'interviennent qu'ensuite, alors que la structure du petit être, déjà parvenue à un certain degré de complexité, commence à se rapprocher de celle offerte par l'adulte. Même dans le cas des reproductions asexuées, opérées sans le concours des sexes, cette unité des phases initiales existe encore, et se présente tout d'abord ; la diversité apparaît plus tard, pour s'accroître à mesure que l'évolution continue.

Il existe donc un certain nombre de phénomènes embryon-

naires communs à tous les animaux, et qui se manifestent dès le début de leur développement; il est nécessaire de les examiner en premier lieu. Les différences se montrent ensuite, et deviennent d'autant plus grandes que l'embryon se rapproche davantage de l'état parfait; il faudra les étudier dans chaque type naturel. Une telle disposition de ces phénomènes conduit donc à diviser leur exposé en deux parties : l'une consacrée à ceux d'entre eux qui appartiennent à tous les animaux; l'autre renfermant ceux qui caractérisent les divers groupes. La première partie est l'*Embryologie générale*, la seconde est l'*Embryologie comparée*. Celle-là contient les données relatives aux modes de reproduction, à la genèse des tissus, à celle des organes, aux lois de la morphogenèse embryonnaire, et aux applications de l'embryologie; par contre, dans la deuxième partie, la classification est prise comme base, et les groupes sont considérés les uns après les autres sous le rapport des particularités de leur développement.

Le présent ouvrage, consacré à l'Embryologie générale, est divisé en plusieurs chapitres qu'il est aisé déjà de concevoir. Après la présente introduction, suivie d'un rapide historique de la science embryologique (chap. I<sup>er</sup>), viennent des notions sur la reproduction en général (chap. II), sur les procédés de la reproduction asexuelle (chap. III), et sur les éléments de la reproduction sexuée (chap. IV). L'examen de la fécondation et des phénomènes qui la suivent, c'est-à-dire de la genèse des premières ébauches de l'embryon, du *blastoderme* et des *feuilletés* qui dérivent de lui compose tout un nouveau chapitre (chap. V). L'embryon, ainsi pourvu de ses parties primordiales, engendre aux dépens d'elles ses tissus et ses organes; il modifie en outre sa forme extérieure et se comporte de diverses manières vis-à-vis des milieux qui l'entourent; cependant, il perfectionne sans cesse son organisme et parvient à l'état définitif. L'étude de ces faits est répartie en trois chapitres, dont l'un traite des tissus (chap. VI), l'autre des organes (chap. VII), et le dernier des

formes embryonnaires (chap. VIII). Tous ces changements s'effectuent suivant des lois, qui ne sont autres que des adaptations aux embryons des lois générales de la morphogénie; le chapitre IX leur est consacré. Enfin, le chapitre X et final s'occupe de l'application de l'embryologie à la classification, c'est-à-dire de l'essai d'une classification naturelle basée sur la morphogénie.

## § 2. Historique.

Il est aujourd'hui de notion commune que les êtres vivants, les animaux comme les végétaux, ne présentent pas, durant leur extrême jeune âge, une structure semblable à celle qu'ils possèdent lors de leur état adulte; ils débutent par une organisation fort simple qu'ils compliquent peu à peu.

En un mot, ils sont des ébauches de ce qu'ils seront plus tard, des *embryons*; les phases diverses qu'ils subissent, et durant lesquelles ils se façonnent, sont dites *phases embryonnaires*. Cette préoccupation de la nature des embryons, de leur aspect et de leur disposition, est toute moderne; elle intéresse grandement les naturalistes de notre époque; elle commence à se manifester chez les anatomistes du dix-septième siècle; mais elle manque presque entièrement aux auteurs du moyen âge et de l'antiquité, ou plutôt elle sert de base, chez quelques-uns de ces derniers, à des opinions erronées et souvent extraordinaires. Seul, Aristote fait exception en cela; de même que dans la plupart des branches du savoir humain où la recherche rationnelle des faits tient la plus grande place, cet homme remarquable à tant d'égards eut l'intuition de la nature et de l'importance des phénomènes du développement; et plusieurs de ses observations, touchant certaines particularités propres aux embryons des Squales, des Poulpes, à la fécondation des Abeilles, ont été reconnues exactes après avoir été considérées pendant longtemps comme entachées d'erreur. Mais Aristote mis à part, il faut arriver jusqu'au dix-septième siècle pour rencontrer

des naturalistes vraiment désireux d'observer directement, sans s'arrêter à des discussions de doctrines, ce qui se passe avant la naissance, et ce qu'est l'animal à son origine.

Depuis cette époque, l'embryologie n'a cessé de prospérer; bien qu'elle soit une des dernières venues dans les sciences biologiques, elle n'a fait qu'avancer, à mesure que les instruments dont elle se sert et la technique dont elle dispose se sont perfectionnés. Il est en effet certain que les études embryologiques seraient restées fort imparfaites si l'on n'avait jamais connu les microscopes, ni l'arsenal des réactifs que tout naturaliste emploie aujourd'hui d'une manière usuelle; ces études sont placées sous la dépendance étroite des moyens d'investigation, et tous deux ont progressé ensemble. Aussi les premiers embryologistes ont-ils borné leurs recherches à l'examen des embryons de l'homme, des mammifères, du poulet; de ce dernier surtout; car il se prête plus facilement aux investigations. Ils ont poussé cependant fort loin leurs études, notamment dans les trente premières années de ce siècle, puisqu'ils sont arrivés à reconnaître que tous les organes d'un animal proviennent de quelques couches fort restreintes, placées dans l'œuf, formées par un tissu gélatineux ou granuleux, et qu'ils ont nommé des *feuillet*s; ces observations étant exactes, le nom est resté et on le retrouvera plus loin. — Puis, vers 1838 et 1840, l'embryologie subit, avec toutes les autres sciences biologiques, un progrès immense; Schleiden et Schwann viennent de découvrir que tous les êtres organisés, loin de posséder une structure homogène et compacte, sont composés de cellules accolées les unes aux autres. Cette nouvelle notion, appliquée aux faits du développement, permet de reconnaître que les feuillets sont formés de cellules, et que tous ces éléments dérivent à un égal degré d'une même cellule primordiale, l'ovule. Dès ce moment, l'embryologie moderne, avec le nombre immense des observations qui la constituent, et la grande valeur des conceptions philosophiques qu'elle suggère, était constituée.

La science du développement n'a cessé de prospérer depuis le moment de la découverte de Schwann. Les progrès ont été tels qu'il est permis aujourd'hui, malgré de nombreuses lacunes, de concevoir d'une façon assez simple l'évolution embryonnaire des animaux, d'apprécier à leur valeur ses divers modes avec leur unité première et leurs différences secondaires. Les notions de la plasticité organique et de l'hérédité, indiscutables aujourd'hui, ajoutent encore à l'importance de l'embryologie ; car cette évolution restreinte, qui se manifeste à notre époque dans le jeune âge des êtres, n'est sans doute qu'un décalque souvent peu modifié des transformations qui se sont passées durant les périodes géologiques.

Les observations de Schwann ont donc permis d'édifier les résultats acquis sur une base simple et rationnelle, en ramenant tout à la cellule, et par là au protoplasme ; à cet égard, elles marquent la fin d'une période d'analyse forcément grossière, pour en ouvrir une autre où l'analyse devient plus fine, plus pénétrante, et où la science se complète, en employant la méthode de comparaison, par une synthèse solidement assise.

En somme, il est possible de diviser, avec assez de logique, l'histoire de l'embryogénie en deux périodes : l'une qui va du dix-septième siècle à 1840, et l'autre qui, s'étendant de 1840 à nos jours, continue à offrir des progrès incessants.

*Première période.* — Les médecins qui s'occupaient d'anatomie humaine eurent les premiers l'idée de rechercher, soit chez l'Homme, soit chez les Mammifères et les Oiseaux, l'aspect offert par l'être avant sa naissance ; tel Harvey disant que tout ce qui vit sort d'un œuf. En même temps, les observations devenaient de plus en plus complètes. De Graff trouve l'ovule des Mammifères, Leuwenhoeck les spermatozoïdes, Malpighi examine la forme du poulet dans l'œuf. Mais les résultats acquis étaient encore trop peu liés les uns avec les autres pour constituer une doctrine solide ; aussi,

laissant un peu trop de côté l'examen des faits, les naturalistes de la première moitié du dix-huitième siècle s'attachaient-ils de préférence à discuter sur la structure de l'embryon, et cela d'une manière préconçue, ne cherchant en rien à appuyer leurs assertions par l'étude directe. — Les uns soutenaient la théorie de l'évolution, et prétendaient que l'embryon possède la même organisation que l'animal parfait; il diffère seulement de lui par sa petitesse extrême, et n'a qu'à s'accroître pour passer à l'état adulte. Cette opinion conduisit à formuler l'hypothèse de l'emboîtement des germes; le germe émis par un être déterminé contient en lui-même les germes de tous ses descendants jusqu'à la fin des générations, emboîtés les uns dans les autres comme autant de couches concentriques; la couche externe seule se développe en individu parfait, tout en conservant dans ses organes sexuels les autres germes groupés; ces derniers sont ensuite rejetés; l'assise alors externe, qui était la seconde lors de la première génération, se développe à son tour, et ainsi de suite.

Une telle assertion, qui ne mérite pas aujourd'hui d'être discutée, était soutenue cependant, à cause de la pénurie des faits. Elle était combattue par les partisans d'une théorie adverse, celle de l'épigenèse; ces derniers admettaient que l'embryon commence par avoir une structure des plus simples, et parvient à l'âge adulte en perfectionnant et en complétant peu à peu son organisme. En l'état des résultats acquis à la science lors de cette époque, il était assez difficile de se prononcer entre ces deux opinions; et il faut arriver jusque dans la seconde moitié du dix-huitième siècle pour voir triompher la théorie de l'épigenèse, grâce, pour la majeure part, aux travaux de G.-Fr. Wolff.

Cet auteur étudia de la façon la plus complète possible, avec les ressources dont il disposait, le développement du poulet et des Vertébrés supérieurs; les conclusions auxquelles il est parvenu guident encore dans leurs recherches les naturalistes modernes. Wolff établit, en effet, que les organes, même les

plus complexes, proviennent, par une série de modifications, d'une ébauche fort simple, et sont d'autant plus semblables les uns aux autres que leur évolution est moins avancée. Par là, l'embryologie actuelle est presque fondée. Il restait seulement à pousser, plus loin que Wolff ne l'avait fait, l'étude des embryons pris à leur extrême jeunesse, et à reconnaître que tous les organes dérivent également d'un petit nombre d'assises primordiales ou *feuilletés blastodermiques* ; c'est à Pander d'abord, ensuite à von Baër et à Remak que revient le mérite d'avoir montré cette notion finale. Ces trois auteurs ont effectué leurs recherches dans la première moitié de ce siècle ; en même temps que Dumas et Coste remontaient à l'origine même des phases embryonnaires, examinaient le développement de l'ovule, celui de ses enveloppes, et les phénomènes de la fécondation.

Il était déjà permis, grâce à ces données, de serrer d'assez près l'ensemble des transformations subies par les animaux au début de leur vie ; ces résultats ne s'appliquaient guère qu'aux Vertébrés supérieurs, et pourtant von Baër avait essayé de comparer les unes avec les autres les phases qui lui semblaient se correspondre dans le développement de ces êtres.

Ce premier essai de comparaison n'avait cependant qu'un champ d'action fort limité, car il se bornait à considérer les embryons. Il fallait se rendre compte de la ressemblance qui existe entre les formes présentées par l'embryon d'un animal supérieur et les types d'organisation offerts par le règne animal entier ; les premiers se succèdent, ainsi que les seconds, suivant une série qui procède invariablement du simple au complexe, et il convenait de voir si de la comparaison entre ces deux ordres de faits ne sort pas une méthode philosophique, capable de guider dans la recherche de l'origine des êtres. Cette *Embryologie comparative*, qui utilise non seulement les données embryologiques, mais encore les faits anatomiques, et qui constitue la base sur laquelle s'appuie toute la biologie moderne, a été fondée par E. Geoffroy Saint-



Hilaire; les naturalistes de l'école française qui ont succédé à ce dernier, et notamment H. Milne Edwards, ont ensuite formulé, vers le milieu du dix-neuvième siècle, toutes les lois générales auxquelles conduit une telle méthode. Ces lois sont d'une telle exactitude que les biologistes de tous les pays les appliquent aujourd'hui et les utilisent comme choses allant de soi; elles permettent de connaître la manière suivant laquelle s'est effectuée l'évolution du monde organique, et de remonter par là aux causes premières de cette évolution, aux propriétés de la matière vivante.

E. Geoffroy Saint-Hilaire est parvenu à concevoir l'embryologie comparative en étudiant les os du crâne des Vertébrés. Il établit, en effet, la donnée suivante : les pièces craniennes des Vertébrés inférieurs ressemblent d'assez près à celles des Vertébrés supérieurs, mais cette ressemblance est d'autant plus grande que ces derniers animaux sont moins avancés dans leur évolution embryonnaire; il reconnut, en somme, que les embryons des types supérieurs de l'embranchement rappellent par leur structure les adultes des types inférieurs. Cette notion fut étendue ensuite au règne animal entier par lui et par ses contemporains; seulement on alla trop loin dans cette voie et on dépassa de beaucoup les faits acquis.

On en vint, en effet, à penser que le développement embryonnaire d'un animal supérieur représente, d'une manière transitoire et par une série de successions, l'organisation de tous les animaux inférieurs; on admettait qu'un Mammifère, par exemple, passe, durant son embryogénie, par un état de Ver, puis par une structure de Mollusque, ensuite de Poisson, etc.

Une telle généralisation est certainement trop hasardée. L'idée maîtresse est bien exacte dans cette théorie, mais à la condition toutefois de se borner aux groupes naturels, et de comprendre que l'évolution généalogique des êtres ne s'est point effectuée suivant une seule série, mais dans plusieurs directions divergentes et partant d'une base commune.

Un embryon de Vertébré supérieur offre bien les principales particularités de la structure d'un Poisson, qui apparaissent pendant un temps et cessent ensuite de se manifester ; mais il ne montre jamais les caractères organiques d'un Mollusque, car ce dernier type constitue un groupe différent.

Poussant leur théorie jusque dans ses extrêmes limites, plusieurs naturalistes de cette époque en arrivèrent à croire que les êtres inférieurs ne sont autre chose que des arrêts du développement des animaux supérieurs ; ils correspondraient donc à des embryons d'êtres plus complexes, arrêtés dans leur évolution et capables de se reproduire. Cette assertion est inexacte. Tout, dans la nature, montre l'évolution comme allant du simple au composé, de l'inférieur au supérieur ; tous les faits acquis par la science s'accordent pour suggérer que les êtres les moins élevés dans la série organique sont aussi les plus anciens. Partant, les êtres supérieurs sont les derniers venus ; loin d'avoir donné naissance aux premiers par des arrêts dans leur développement, ils dérivent d'eux par la complication incessante de leur structure ; aussi, tout en acceptant l'idée d'évolution qui est au fond de cette théorie, il faut la prendre au rebours et non dans le sens que lui accordaient ses fondateurs.

Cependant, malgré ces généralisations trop hardies, l'embryologie comparative était fondée ; elle s'offrait, avec ses idées dirigeantes toutes trouvées, aux préoccupations des naturalistes, car elle permettait seule de parvenir à connaître la raison des faits. Elle est le principal guide en biologie ; grâce à elle, par la comparaison des embryons entre eux, par celle des embryons d'animaux supérieurs avec les animaux inférieurs parvenus à leur état définitif, il est possible d'apprécier exactement les affinités naturelles des êtres, et de concevoir leur généalogie probable depuis le moment où la vie a fait son apparition sur notre globe.

*Seconde période.* — De même que la première, cette seconde période présente deux ordres de considérations : l'un

tient à l'analyse des phénomènes, et l'autre à la synthèse des résultats.

Grâce à la découverte opérée par Schwann, il est facile de comprendre d'une façon simple la structure fondamentale des êtres ; chacun de ces derniers est constitué par une cellule, ou par une agrégation de cellules modifiées dans des sens divers. Le désir de retrouver cette organisation élémentaire chez tous les animaux, soit qu'on les examine dans leur état définitif ou qu'on les étudie dans leurs phases embryonnaires, a poussé vers l'observation des moins élevés d'entre eux ; une grande quantité de faits a été ainsi recueillie, et s'accroît chaque année. Il est inutile de signaler ici les noms des principaux parmi les naturalistes qui se sont appliqués à ces recherches ; la plupart d'entre eux sont nos contemporains, et ils seront, du reste, cités dans le cours de cet ouvrage, avec les découvertes qui leur sont dues. Un de ces noms doit être pourtant donné en première ligne : celui d'A. Kowalevsky ; le premier, il poussa d'une façon systématique ses investigations vers les premières phases embryonnaires des animaux inférieurs, et employa d'une manière constante, dans ses travaux, la technique des colorations et des coupes usitées parmi les histologistes. A ce titre, les embryologistes modernes procèdent de lui pour la majeure part.

A mesure que les faits s'ajoutaient les uns aux autres, les notions synthétiques prenaient à la fois plus de précision et plus d'ampleur. Utilisant tous les résultats connus de son temps, et pressentant l'avenir pour ainsi dire, H. Milne Edwards publia, vers le milieu de ce siècle, un admirable petit livre, qui restera certainement comme l'un des plus parfaits ouvrages écrits sur la philosophie naturelle. Sous ce titre : *Introduction à l'étude de la zoologie générale*, ce volume rassemble en quelques lois simples toutes les conceptions que l'étude de la nature peut fournir. Le principe de l'évolution lente du monde organique se substituait déjà à celui des créations séparées ; soupçonné par Buffon, défendu

par E. Geoffroy Saint-Hilaire, accepté dès lors, ce principe ne s'appuyait cependant sur aucune base, car on ne saisissait pas le moyen mis en œuvre pour opérer cette évolution. Lamarck avait bien montré l'existence de l'adaptation comme facteur principal dans ce phénomène ; mais son livre avait été momentanément oublié. Il sortit de cet oubli au moment où Darwin démontra que la sélection joue un grand rôle dans l'évolution ; ce rôle a été quelque peu exagéré, et il semble aujourd'hui probable que la cause indiquée par Lamarck possède une importance supérieure à la sélection seule ; mais Darwin eut le mérite de commencer à soutenir la donnée de l'évolution des êtres par le moyen d'arguments précis, et de fournir le premier élan dans cette voie.

Les notions émises en premier lieu par E. Geoffroy Saint-Hilaire, précisées ensuite et généralisées avec tant d'ampleur par H. Milne Edwards, trouvaient ainsi dans les arguments donnés par Lamarck et par Darwin leur complément nécessaire. Il restait seulement à appliquer au monde animal entier les lois que l'étude de plusieurs de ses parties avait permis de formuler, et à exprimer avec le plus de précision possible la marche suivie par la nature dans l'évolution généalogique des êtres. C'est à cette tâche que s'appliquent les biologistes actuels. L'un d'entre eux, E. Hæckel, s'est hardiment attaché à la faire progresser ; utilisant les travaux de ses devanciers, notamment ceux déjà anciens de von Baër et de Remak avec ceux plus récents de Huxley et de Kowalevsky, il a donné des feuillets blastodermiques et de l'unité de structure des embryons une explication fort simple. Sa théorie de la *gastrula*, dont les parties exactes seront données plus loin, prête à plusieurs critiques. Sous beaucoup de rapports, cet auteur s'est trop avancé dans la généralisation des faits ; certaines de ses conceptions ne sont pas très heureuses ; mais il ne faut pas moins lui reconnaître le mérite d'avoir essayé, le premier, de chercher la généalogie des principaux groupes d'êtres, et de comprendre par quel moyen chacun de ces groupes a été formé. A cet égard, et malgré ses

nombreuses erreurs, les naturalistes modernes suivent l'impulsion donnée par lui; ils cherchent de même, par l'étude du développement, à remonter aux causes et à prendre sur le fait les transformations subies par le monde organique.

---

## CHAPITRE II

### REPRODUCTION EN GÉNÉRAL.

I. REPRODUCTION. — La *reproduction* est l'acte par lequel un être organisé sépare de sa propre substance une ou plusieurs parcelles qui se développent en nouveaux êtres. Ce développement est parfois *simple*, lorsque le fragment rejeté augmente directement son corps et perfectionne sa structure ; il est souvent *composé*, dans le cas où il est nécessaire qu'un certain nombre de parcelles se fusionnent en une seule masse capable d'évolution embryonnaire. Le premier mode est désigné d'ordinaire par l'expression de *reproduction asexuée*, le second par celle de *reproduction sexuelle*.

La reproduction est vraiment propre aux êtres organisés ; elle constitue un des principaux phénomènes de leur vitalité ; grâce à elle, ces êtres se renouvellent sans cesse et ne disparaissent point, car des générations récentes succèdent aux anciennes et prennent leur place. C'est par la reproduction que la vie continue à se manifester sur notre globe, depuis le moment où elle s'est montrée la première fois. Sous sa forme la plus simple, ce phénomène est un des modes de la nutrition ; les animaux inférieurs, en absorbant, dans les milieux qui les entourent, plus de substances alimentaires qu'il ne leur en faudrait pour réparer leurs pertes, augmentent leur volume ; cet accroissement ne dépasse pas une certaine limite, déterminée sans doute par les circonstances environnantes ; et, si cette limite est franchie, l'individu se morcelle en fragments qui deviennent autant de nouveaux êtres. Ce procédé reproducteur est le moins complexe de beaucoup ; tous les autres moyens mis en œuvre par la nature peuvent cependant être ramenés à lui, et doivent en être considérés comme les

perfectionnements. Aussi, a-t-il été permis à plusieurs auteurs de dire que la *multiplication reproductrice est une nutrition exagérée*, un accroissement de l'individu suivi de la chute de certaines parties qui se développent en êtres parfaits.

La reproduction comporte donc nécessairement la préexistence d'un générateur, qui donne naissance aux germes. Cette notion est acceptée aujourd'hui par tous les naturalistes, mais il n'en a pas toujours été ainsi. Les anciens admettaient que plusieurs animaux, et non des moins complexes, étaient capables de se former spontanément au sein de substances minérales ou de matières organiques décomposées ; une telle origine était même attribuée à divers oiseaux et à plusieurs poissons, dont on ne parvenait pas à s'expliquer, d'autre manière, les apparitions en troupes considérables. Virgile, dans ses *Géorgiques*, conseille, pour se procurer des essaims d'Abeilles, d'égorger un jeune taureau et de le laisser pourrir en plein air : les Abeilles sont engendrées par les entrailles. Ces croyances ont dû céder devant les faits, mais avec moins de rapidité qu'on ne l'aurait pensé ; dans ces dernières années encore, plusieurs naturalistes soutenaient que les animaux les plus simples, dont l'organisme entier se réduit à une cellule, sont capables de naître spontanément dans des milieux appropriés ; les recherches effectuées par M. Pasteur, avec toute l'exactitude nécessaire en pareil cas, ont démontré qu'il n'en était jamais ainsi, et que les êtres unicellulaires trouvés dans ces conditions provenaient de germes tenus en suspension dans l'air.

Actuellement, dans cette question de la *génération spontanée*, on est obligé de considérer les seuls Protozoaires inférieurs, c'est-à-dire les animaux placés à la base même de la vie, et constitués par une masse protoplasmique engluant la vase des grands fonds de la mer. Les faits manquent encore pour se prononcer ; mais, si l'on procède par analogie avec les phénomènes offerts par les Protozoaires supérieurs, on est obligé d'admettre que, sans doute, ces êtres si simples sont capables de se reproduire ; et la présence, chez eux,

d'actes reproducteurs suffit pour expliquer leur existence actuelle. Peut-être parviendra-t-on un jour à connaître exactement l'origine première de ces êtres, et à voir si la cause en est due à la combinaison directe des éléments qui composent leur protoplasme ? Dans l'état actuel des faits acquis, il est impossible de se prononcer. Il est loisible, en se basant sur certains phénomènes relatifs à la synthèse chimique des composés azotés, à la diffusion, et à la structure vésiculaire du protoplasme, d'émettre quelques suppositions à cet égard ; mais ce n'est pas ici le lieu de les exposer, ni de les discuter.

II. PHÉNOMÈNES DE LA REPRODUCTION. — On a l'habitude de classer les phénomènes de la reproduction des animaux en deux séries, l'une relative à ceux de ces phénomènes qui s'effectuent sans le concours des sexes, et l'autre tenant à ceux qui s'accomplissent par la voie sexuelle ; la première série est désignée par l'expression de *reproduction asexuée*, et la seconde par celle de *reproduction sexuée*. Le premier groupe comporte plusieurs procédés, dont les principaux sont la fission et la gemmiparité, c'est-à-dire la division du générateur en fragments qui deviennent des germes capables de se développer, ou la production, sur le corps du générateur, d'expansions qui se transforment en individus complets. En revanche, la reproduction sexuée se manifeste toujours de la même manière : deux éléments, l'un mâle, le *spermatozoïde*, et l'autre femelle, l'*ovule*, doivent se fusionner et produire par là un corps qui se développe en un nouvel être.

Cependant, une telle union n'est parfois pas nécessaire, car l'élément femelle est capable d'évoluer sans se joindre préalablement à l'élément mâle ; dans ce cas, assez rare, on dit que la reproduction est *parthénogénétique*.

La reproduction sexuelle existe seulement chez les animaux pluricellulaires, c'est-à-dire chez ceux dont l'organisme est constitué par plusieurs cellules accolées ; les éléments générateurs, l'ovule comme le spermatozoïde, sont toujours des cellules simples, qui se séparent de leurs congénères pour



accomplir le rôle spécial à elles dévolu. Chaque individu donne naissance d'ordinaire à un nombre considérable de spermatozoïdes et d'ovules; ceux-ci ne sont pas répandus dans le corps d'une manière diffuse, mais se rassemblent en amas nommés *glandes sexuelles* ou *organes sexuels*, pourvus ordinairement de canaux qui s'ouvrent au dehors et permettent à leurs produits d'être rejetés aisément. Les amas d'éléments mâles sont les *testicules*, et ceux d'éléments femelles

sont les *ovaires*. Parfois, les testicules et les ovaires sont groupés chez le même individu; dans ce cas, ce dernier est *hermaphrodite*. Ailleurs, un animal déterminé ne renferme qu'une seule sorte d'organes reproducteurs: il est alors dit *unisexe*.

Le monde des animaux se laisse diviser, d'une manière assez naturelle, en deux grands groupes ou sous-règnes: celui des **PROTOZOAIRES** et celui des **MÉTAZOAIRES**. Le corps des premiers est composé d'une seule cellule; par contre, l'organisme des seconds est formé par l'union de plusieurs cel-

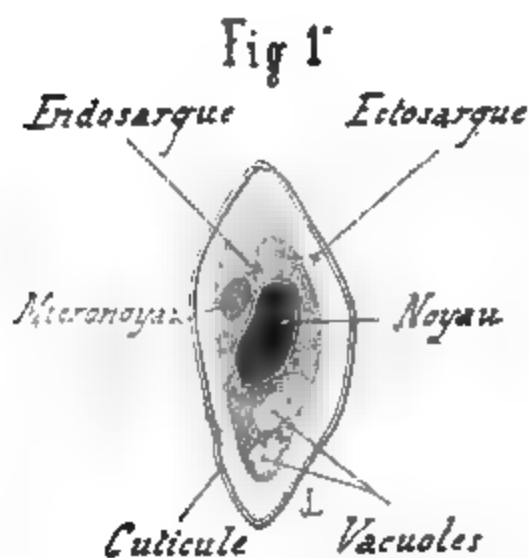


Fig 1 — Schéma de l'organisation d'un Protozoaire. — L'individu est entouré par une couche cuticulaire; sa substance protoplasmique, dont l'ensemble correspond à une seule cellule, est divisée en un ectosarque périphérique et un endosarque interne. L'endosarque contient des vacuoles remplies par un liquide et deux masses nucléaires, le noyau et le micronoyau; ce dernier est encore nommé, par divers auteurs, tantôt *micronucleus* et tantôt *endoplastule*. Cette figure s'applique de préférence aux Protozoaires ciliés.

lules juxtaposées; le nombre de ces éléments est d'ordinaire fort considérable. La science actuelle autorise à croire que les êtres organisés ont évolué en procédant du simple au complexe; aussi le nom de *Protozoaires* ou d'*Animaux primitifs* est-il mérité par les premiers, puisque leur structure est de beaucoup la moins élevée. — La reproduction sexuelle

véritable manque aux Protozoaires, bien que certains d'entre eux offrent plusieurs phénomènes que l'on pourrait ramener à une sexualité ; elle est le propre des Métazoaires, les seuls à posséder vraiment des spermatozoïdes et des ovules. L'existence exclusive chez ces derniers de la reproduction sexuée n'empêche pas cependant d'exister le développement sans le concours des sexes ; mais celui-ci est toujours temporaire, bien que parfois il se présente d'une manière continue dans plusieurs générations successives, et il est subordonné systématiquement au mode sexuel, qui ne manque jamais. Dans le cas où la genèse des descendants s'opère parfois sans le concours des éléments mâles et femelles, elle alterne avec celle qui s'effectue au moyen de spermatozoïdes et d'ovules, car toutes deux se succèdent mutuellement dans la série des générations ; ces cas appartiennent au phénomène désigné sous le nom d'*alternance des générations*.

La classification des modes reproducteurs en ceux qui se manifestent par l'union d'éléments sexuels et ceux qui sont privés d'une telle particularité, semble logique ; en réalité, elle ne l'est guère, car la reproduction sexuelle des Métazoaires se relie étroitement à divers faits présentés par plusieurs Protozoaires, et qui consistent en la coalescence ou la *conjugaison* de deux individus en un seul corps, celui-ci devenant la souche d'un certain nombre de descendants. Tout en admettant, pour apporter dans l'exposition une clarté plus grande, une semblable classification, il est cependant nécessaire d'étudier au préalable l'ensemble des modes reproducteurs, en remontant, comme toujours, du simple au composé. Cette description sera divisée en trois paragraphes : le premier est consacré à l'*étude des générateurs* ou des individus producteurs de germes ; le second aux *procédés génétiques des germes*, tels qu'ils s'effectuent dans l'organisme des générateurs ; le troisième à l'*évolution subie par les germes*.

III. GÉNÉRATEURS.— *Le générateur est l'individu qui donne naissance aux germes, c'est-à-dire qui est susceptible d'ex-*

traire de son organisme les parcelles vivantes, devant se développer en nouveaux êtres. D'ordinaire, la fonction génératrice est intimement liée à l'état adulte; un individu n'est capable de jouer un rôle reproducteur qu'au moment où il a terminé son accroissement personnel. Ce fait crée entre l'évolution propre de l'individu et la génération un antagonisme, déjà signalé depuis longtemps, et décrit avec toutes ses conséquences par Herbert Spencer. — Chaque animal est susceptible de devenir à son tour un générateur, mais cette règle souffre cependant quelques exceptions.

Dans le cas de vie sociale, par exemple, il arrive parfois que certains des représentants de l'espèce sont privés des organes capables d'assurer la reproduction, et restent stériles durant toute leur vie; il en est ainsi chez plusieurs Insectes, les *Abeilles*, les *Termites* et plusieurs autres. Le même phénomène se présente encore dans un certain nombre de circonstances touchant à la vie coloniale; parmi les individus faisant partie d'une même colonie, quelques-uns seuls jouissent de la propriété génératrice, dont les autres sont dépourvus; tels sont, par exemple, les assemblages coloniaux des *Hydres* et des *Siphonophores*.

La structure des générateurs diffère forcément des Protozoaires aux Métazoaires, car les organismes des premiers sont unicellulaires, alors que ceux des seconds sont composés par l'union de plusieurs cellules. Il en résulte que les germes émis par ceux-là sont toujours des cellules simples, alors que les germes de ceux-ci peuvent être pluricellulaires, et le sont effectivement dans le cas de la reproduction asexuelle. — Le nombre des générateurs mis en cause est également sujet à variations. Ce phénomène ne montre aucune fixité chez les Protozoaires inférieurs; d'ordinaire, un seul générateur entre en jeu pour donner naissance à des descendants, mais parfois deux ou plusieurs individus se joignent et se confondent en un seul corps capable d'engendrer des germes; la même espèce est susceptible d'offrir ces divers cas. La régularité est plus grande chez les Protozoaires supérieurs et chez les

Métazoaires ; un ou deux générateurs, et jamais davantage, sont nécessaires pour la formation d'un descendant. Il existe deux générateurs dans la conjugaison des Protozoaires et dans la fécondation des Métazoaires accompagnée d'unisexualité, alors que tous les autres phénomènes reproducteurs offerts par ces derniers animaux ne nécessitent le concours que d'un seul individu.

IV. GENÈSE DES GERMES.— Il est permis d'appliquer l'expression générale de *germes aux parcelles extraites de l'organisme des générateurs dans le but de devenir des individus complets* ; tantôt un germe déterminé est capable de fournir à lui seul une telle évolution, et tantôt il est nécessaire que deux germes se fusionnent pour que le corps résultant de cette jonction soit susceptible de se développer ; ce dernier cas s'applique seulement à la conjugaison des Protozoaires et à la fécondation des Métazoaires. Le terme choisi pour désigner ces parcelles ne possède donc aucun sens limité, puisque les ovules et les spermatozoïdes le méritent tout aussi bien que des bourgeons ou que des segments formés par fission ; son seul avantage est d'indiquer, par un seul mot, les éléments auxquels les générateurs donnent naissance pour produire de nouveaux individus, quelle que soit la nature de ces éléments.

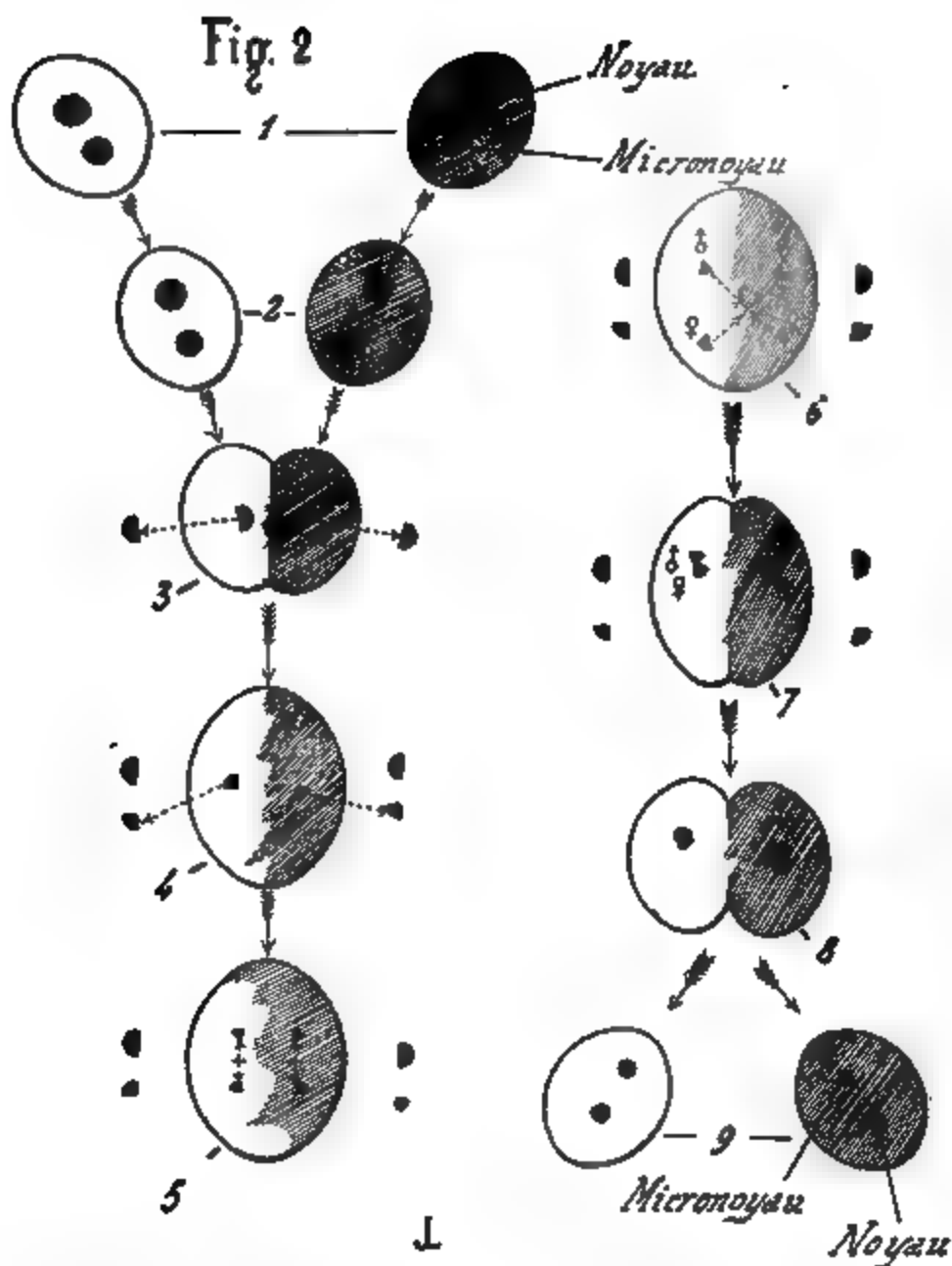
Les procédés employés dans le monde animal pour la genèse des germes sont assez complexes, et les circonstances qui les environnent diffèrent beaucoup entre elles. Tous ces phénomènes sont susceptibles d'être groupés en deux séries, dont la première renferme les faits qui précèdent la genèse, alors que la seconde comprend les modes génétiques eux-mêmes ; cette dernière se compose à son tour de deux ordres de particularités, dont les unes sont relatives à la manière dont les germes sont produits par le générateur, et les autres aux relations établies entre l'organisme du générateur et les germes qui proviennent de lui. En somme, et parmi ces trois groupes de faits, le premier s'applique aux *phénomènes*

*préalables*, le second aux *phénomènes génétiques*, et le troisième aux *relations des générateurs et des germes*. Dans chacun d'eux, la modalité se complique à mesure que l'on remonte des Protozoaires les plus simples aux Protozoaires supérieurs, et de ces derniers aux Métazoaires.

*Phénomènes préalables.* — Pour ce qui touche aux Protozoaires, les phénomènes préalables de la genèse des germes sont au nombre de trois, disposés suivant leur ordre de complexité : l'*autogenèse*, le *rajeunissement* et la *conjugaison* ou *digenèse*.

Dans l'*autogenèse*, un individu déterminé joue à lui seul le rôle de générateur, et donne naissance à un nombre variable de descendants ; le protoplasme et le noyau qui composent son organisme se partagent en deux ou plusieurs segments, dont chacun devient un nouvel individu.

Le *rajeunissement* est un progrès sur l'*autogenèse* ; on ne l'a guère rencontré jusqu'ici, existant seul sans être accompagné de conjugaison, que chez les Protozoaires supérieurs appartenant à l'embranchement des Ciliaires (INFUSOIRES CILIÉS). Ces êtres se multiplient d'ordinaire par autogenèse ; mais, dans le cas où ce dernier procédé se présente seul durant une longue suite de générations, les membres des dernières générations sont petits, rabougris, et perdent leurs facultés reproductrices. Il est nécessaire, afin d'empêcher cette perte, que deux individus s'accolent l'un à l'autre pendant un certain temps, durant lequel ils échangent des parcelles de leurs micronoyaux ; ils se séparent ensuite, et redeviennent libres. Chacun d'eux possède désormais en lui-même une part de son ancien micronoyau à laquelle s'est ajouté un fragment du micronoyau de son conjoint temporaire ; dès lors, cet individu est *rajeuni*, car il est le point de départ d'une nouvelle et longue série de générations issues les unes des autres par autogenèse. — Le rajeunissement ne remplace donc pas l'autogenèse ; il la complète seulement chez les Protozoaires supérieurs, en donnant une



**Fig. 2.** — Tableau exprimant les phénomènes du rajeunissement des Protozoaires ciliés, tels qu'ils ont été décrits par Maupas. L'individu de gauche est en blanc, l'individu de droite est ombré. En 1 et 2, les individus, dont chacun contient un noyau et un micronoyau, se rapprochent. En 3, ils s'accroient ; leurs noyaux disparaissent et leurs micronoyaux se divisent en deux parties, dont l'une est rejetée. En 4, l'accroissement est complet ; les parties restantes des micronoyaux se scindent encore en deux fragments, dont l'un est rejeté. En 5, les fragments micronucléaires restant se segmentent de nouveau en deux parts, toutes deux conservées. En 6 et 7, les quatre parts micronucléaires se fusionnent deux à deux. En 8, les deux individus accolés commencent à se séparer ; chacune de leur part micronucléaire se divise en deux segments. En 9, les deux individus se séparent l'un de l'autre ; les deux segments de chaque part se sont disjoints ; l'un devient le noyau définitif de l'individu rajeuni, et l'autre le micronoyau. — Voir la figure 1, page 20, pour les détails de la structure complète.

nouvelle vitalité aux organismes en voie de dégénérescence.

Par la *digenèse* ou *conjugaison*, deux individus se rapprochent l'un de l'autre, puis s'accolent comme dans le cas précédent ; seulement, cette jonction est définitive, car ces deux êtres restent soudés en un seul corps qui va donner naissance à des germes. La conjugaison est donc plus complexe que le rajeunissement simple ; elle offre de même une fusion de parcelles nucléaires, puisque les noyaux des individus conjugués s'unissent l'un à l'autre, mais présente en surcroît une réunion complète et permanente des protoplasmes de ces mêmes organismes. Le corps résultant d'un semblable phénomène n'est pas seulement rajeuni, grâce à la possession d'éléments nucléaires issus de deux individus, il est encore accru dans sa taille, puisqu'il est constitué par la somme des protoplasmes appartenant à ces deux êtres. Le rajeunissement se complique ici d'accroissement ; la signification de ce fait est semblable de tous points à celle des procédés similaires montrés par diverses algues unicellulaires, qui engendrent des *auxospores* ; le corps formé par la conjugaison des Protozoaires est aussi une véritable auxospore. La capacité reproductrice est tellement surexcitée par une telle jonction, que, d'ordinaire, la digenèse est suivie, non d'une simple fissiparité divisant l'auxospore en deux parties, mais d'une sporulation qui a pour effet de la partager en un grand nombre de petits germes, ou *spores*, tous capables d'un développement complet.

La conjugaison paraît être un phénomène accidentel chez les Protozoaires inférieurs ; et même le nombre des êtres qui y prennent part n'est pas strictement limité au chiffre deux. Elle existe normalement chez la plupart des Protozoaires appartenant à la série des *Sporozoaires*, et chez plusieurs Protozoaires ciliaires du groupe des *Vorticellines*. Ces derniers présentent même, sous ce rapport, un véritable dimorphisme, car les individus appelés à se conjuguer ne se ressemblent pas ; les uns sont gros et fixes (*macrogonidies*), les autres petits et mobiles (*microgonidies*) ; les faits, sont ici

comparables à ceux offerts par les éléments sexuels des Métazoaires, par l'ovule et le spermatozoïde. Du reste, la conjugaison est une transition du mode générateur ordinaire des Protozoaires à la reproduction sexuée des Métazoaires ; la différence principale porte sur ce que l'organisme des premiers est entièrement intéressé dans la fusion, alors que celui des seconds se borne à émettre quelques éléments chargés d'assurer cette même fusion ; une telle divergence résulte des dissemblances de structure, les uns étant unicellulaires et les autres pluricellulaires.

Les phénomènes qui précèdent la reproduction sont nombreux chez les Métazoaires ; il est cependant possible de les classer en deux groupes, dont l'un se rapporte à l'*autogenèse* et l'autre à la *digenèse*. Dans l'*autogenèse*, un générateur est capable de produire à lui seul des germes susceptibles de se développer ; par contre, deux générateurs sont nécessaires dans la *digenèse*, chacun d'eux fournissant des germes destinés à s'unir avec ceux formés par son associé. Cette union est indispensable pour que l'évolution embryonnaire puisse s'effectuer.

L'*autogenèse* des Métazoaires comprend tous les cas de reproduction asexuée et deux d'entre les modes de génération sexuelle. Le premier de ceux-ci est la *parthénogénèse*. Dans ce procédé, les générateurs pondent des ovules qui se développent sans se joindre à des spermatozoïdes ; les mâles n'existent pas, et tous les représentants de l'espèce sont des femelles. Le second est l'*hermaphroditisme complet*. Le terme *hermaphroditisme* caractérise l'état des êtres qui sont à la fois mâles et femelles, c'est-à-dire qui portent en eux-mêmes des ovules et des spermatozoïdes. Cet état se présente de trois manières : tantôt les organes mâles et femelles d'un individu déterminé sont mûrs en même temps, de sorte que l'individu est capable de se féconder lui-même ; tantôt ces appareils sexuels accomplissent leurs fonctions à des époques différentes, et l'individu, tout en possédant les deux sexes durant le cours de sa vie entière, n'en montre qu'un en réalité à



une période déterminée de son existence ; tantôt, enfin, les produits sexuels étant mûrs en même temps, la disposition des conduits qui les dirigent vers le dehors est telle qu'elle empêche la fécondation personnelle. Dans ces deux derniers cas, l'*hermaphroditisme* est *incomplet* ; il est *complet* dans le premier, car l'être qui le présente féconde ses ovules avec ses propres spermatozoïdes ; un seul générateur suffit alors, et ce procédé se rapporte à l'autogenèse. La plupart des Vers inférieurs, et notamment les *Trématodes* et les *Cestodes*, offrent des exemples fréquents d'hermaphroditisme complet.

La digenèse s'applique seulement à deux modalités de la reproduction sexuée : l'*hermaphroditisme incomplet* et la *dioïcité* ou *unisexualité*. Les êtres dioïques ou unisexués ne possèdent jamais qu'un seul sexe et sont mâles ou femelles, cela durant toute leur vie. Par contre, dans l'hermaphroditisme incomplet, les individus sont pourvus des deux sexualités, soit ensemble, soit successivement, et deux d'entre eux sont nécessaires pour assurer la fécondation. Cette variété d'hermaphroditisme est plus répandue que l'autre ; on l'observe notamment chez les *Hirudinées*, chez un grand nombre de *Mollusques*, chez les *Tuniciers* et divers autres Métazoaires.

*Phénomènes génétiques des germes.* — Ces phénomènes sont, chez les Protozoaires, de trois sortes, désignées par les termes suivants : la *fissiparité* ou *schizogonie*, la *gemmiparité* et la *sporulation*. La *fissiparité* est le procédé d'après lequel un individu se divise en un petit nombre de parties qui grandissent et deviennent de nouveaux êtres ; ces segments sont parfois égaux l'un à l'autre, plus rarement inégaux. Dans la *gemmiparité*, le générateur émet une ou plusieurs expansions, semblables à des bourgeons en voie d'accroissement, qui se développent en individus complets. Enfin, par la *sporulation*, le générateur partage sa substance en un grand nombre de parcelles ou spores, qui sont autant

de germes susceptibles d'évoluer et de passer à l'état adulte.

La genèse des germes est de beaucoup plus complexe chez les Métazoaires que chez les animaux unicellulaires ; dans le cas de reproduction asexuée, les descendants sont déjà constitués, au moment où ils sont engendrés, par l'aggrégation de plusieurs cellules ; et, dans celui de la reproduction sexuelle, les germes sont presque toujours obligés de se fusionner deux à deux, pour produire par cette jonction un seul descendant. La genèse opérée sans le concours des sexes se manifeste d'après trois procédés : la *fissiparité*, la *gemmiparité* et la *gemmulation* ; les deux premiers ressemblent beaucoup à ceux dont ils portent le nom, et déjà décrits comme présentés par les Protozoaires ; la gemmulation rappelle également la sporulation de ces derniers, mais de moins près. Cependant, malgré ces analogies, les germes asexués des Métazoaires sont toujours pluricellulaires, contrairement à ce qu'il en est pour leurs correspondants des Protozoaires.

La fissiparité est l'acte par lequel le générateur divise tout ou partie de son corps en un certain nombre de segments, susceptibles de passer à l'état parfait. Dans la gemmiparité, l'organisme du générateur produit un ou plusieurs bourgeons, qui évoluent comme dans le cas précédent. Enfin la gemmulation, de beaucoup plus rare, est un procédé établi de telle sorte que le corps du générateur produit, aux dépens et dans l'intérieur de sa propre substance, une ou plusieurs masses pluricellulaires ; celles-ci, nommées des *gemmules*, sont capables, lorsqu'elles sont devenues libres, de se transformer en individus adultes.

La genèse des germes ne comporte que deux modes dans la reproduction sexuée des Métazoaires ; ces modes sont la *parthénogénèse* et la *fécondation*. Un seul sexe existe dans la parthénogénèse, le sexe femelle ; les générateurs se bornent à engendrer des ovules, qui accomplissent directement et immédiatement leur évolution, sans s'unir en rien à d'autres germes d'un sexe différent. Le contraire a lieu pour la fécondation, où les deux sexes sont représentés ; parmi les

générateurs, les uns émettent des spermatozoïdes, les autres des ovules ou les deux à la fois, et il est nécessaire que les derniers soient fécondés par les premiers pour voir s'effectuer le développement.

*Relations du générateur et des germes issus de lui.* — Il faut entendre par là les rapports qui existent entre l'organisme du générateur et les germes qui sont engendrés par lui; le premier donne naissance aux derniers, et emploie dans ce but une part plus ou moins grande de sa propre substance; ce sont les relations de cette part avec le reste de l'organisme qui seront examinées ici. Cette étude prête à un certain nombre de considérations, dont la plupart ont été traitées par Weismann tout d'abord, et qu'il importe d'étendre quelque peu pour leur permettre d'embrasser tous les faits connus.

Il est permis de reconnaître dans le corps du générateur et de distinguer l'une de l'autre deux parties : la première, ou *partie génératrice*, est destinée à se convertir en germes; la seconde, ou *partie somatique*, ne joue aucun rôle dans cette genèse, et constitue le corps proprement dit, chargé d'assurer la vitalité de l'individu, non la reproduction. Dans le corps d'un Vertébré, par exemple, la partie génératrice est représentée par l'ensemble des ovules et des spermatozoïdes qui sont rejetés pour effectuer la fécondation, et la partie somatique par tout le reste de l'organisme. Dans ce cas, la séparation est fort nette entre les deux éléments constitutifs de l'organisme, mais il est loin d'en être toujours ainsi.

Parfois, une telle distinction existe, et l'individu entier peut être considéré comme formé par l'accolement des deux parties; ailleurs, par contre, la partie somatique et la partie génératrice ne sont point séparées, et ne font qu'un. Dans ce dernier cas, le corps tout entier du générateur est employé dans la production des germes; alors que, dans le premier, la partie génératrice seule est intéressée. Ces dif-

férences conduisent à reconnaître, en cet ordre d'idées, deux sortes de genèses des germes : la *genèse totale* et la *genèse partielle*.

Par la *genèse totale*, le corps du générateur est totalement utilisé dans la production des germes ; il n'existe plus en tant qu'individu autonome dès que cette production est achevée, et se trouve représenté par l'ensemble des descendants issus de lui. Par contre, dans la *genèse partielle*, une portion du générateur est seule chargée de donner naissance aux germes ; cette dernière est la partie génératrice, qui laisse en dehors d'elle, pour cette fonction, le reste de l'organisme ou partie somatique.

Un exemple du premier mode est offert par la plupart des cas de fissiparité. Dans ces cas, en effet, le générateur se coupe en deux fragments, qui sont les germes capables de devenir de nouveaux individus ; le corps du générateur est entièrement intéressé dans ce phénomène, puisqu'il se scinde en deux moitiés ; et lorsque cette scission est accomplie, il n'existe plus en tant qu'individu autonome ; la masse qui le constituait est représentée par l'ensemble des deux descendants désormais distincts qui proviennent de lui. La fécondation des Métazoaires fournit à son tour un excellent exemple de la genèse partielle. Les ovules et les spermatozoïdes ne constituent qu'une partie de l'organisme du générateur ; et, lorsqu'ils ont quitté ce dernier afin de remplir leurs fonctions, cet organisme n'en persiste pas moins après leur départ ; le corps du générateur n'est donc pas détruit par la genèse des germes, et il conserve son autonomie.

Dans le cas de genèse partielle, la partie génératrice est tantôt *sexuelle*, tantôt *asexuelle* ; elle est sexuelle lorsqu'elle se convertit en éléments sexués, c'est-à-dire en ovules et en spermatozoïdes ; elle est *asexuelle* lorsqu'elle donne naissance à des germes formés par l'un des procédés de reproduction asexuée. Cette dernière circonstance est surtout fréquente dans la gemmiparité des Métazoaires ; les germes, c'est-à-dire les jeunes bourgeons, sont toujours engendrés

dans une région déterminée du corps du générateur, laissant en dehors d'elle les autres portions de ce corps, portions dont l'ensemble représente la partie somatique.

Un autre phénomène découlant du mode de genèse des germes est relatif à la durée vitale du générateur. Lorsque cette genèse est partielle, l'organisme du générateur continue à vivre le plus souvent, et, dans tous les cas, conserve son individualité, malgré le départ des germes. Il n'en est pas ainsi dans la genèse totale ; le générateur est détruit, puisque sa substance entière est destinée à se convertir en germes ; son individualité a disparu, et la matière organisée qui le constituait ne vit plus que dans ses descendants.

Cette série de considérations a conduit Weismann à formuler une théorie de la vie et de la mort, sans doute systématique dans les détails, mais juste pourtant dans son ensemble. Partant de ce fait que la genèse des germes est totale chez les Protozoaires, cet auteur en conclut que le protoplasme de ces êtres ne meurt jamais ; du moment, en effet, où tout le protoplasme d'un générateur sert à produire des descendants, et passe dans les organismes de ces derniers, où il continue à vivre, ce protoplasme ne meurt pas, ne subit point la décomposition cadavérique, et conserve indéfiniment sa vitalité ; car le même phénomène se manifeste pour toutes les générations. Il n'en est plus de même dans le cas des Métazoaires, qui possèdent tous à un moment quelconque de leur existence la reproduction sexuelle, celle-ci étant forcément comprise dans les modes de genèse partielle. Les germes seuls, les spermatozoïdes et les ovules, gardent leur vitalité ; la matière qui les constitue reste vivante, et augmente sa masse en perfectionnant sa structure, jusqu'au moment où elle-même engendre à nouveau des germes qui agissent vis-à-vis d'elle comme elle s'était comportée envers son générateur. Il suit de là que la partie somatique de ce dernier est bien autonome encore, malgré le départ des germes ; mais cette partie, ne donnant naissance à aucun descendant, s'use peu à peu par le fait du jeu de ses organes,

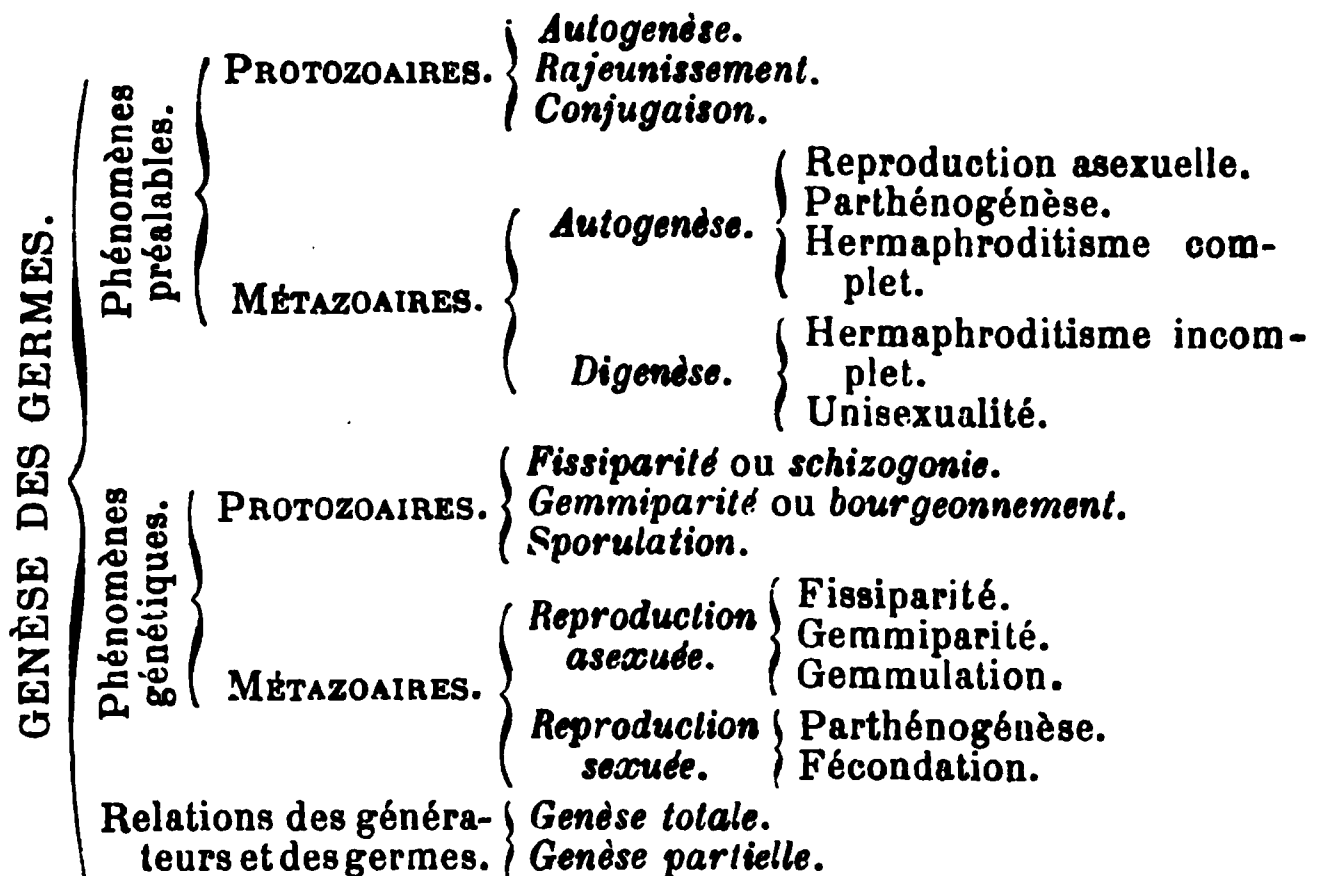
et finit par mourir ; aussi la substance qui le constitue subit-elle la décomposition cadavérique, la dissociation du protoplasme en ses éléments constitutifs.

En somme, la partie génératrice sexuelle du corps des Métazoaires conserve seule et indéfiniment sa vitalité, en admettant la persistance des conditions favorables environnantes ; la partie somatique arrive toujours à se détruire et à mourir. En commençant la série par un générateur quelconque, la partie génératrice de ce dernier se détache de la partie somatique, et, gardant sa vitalité, engendre un nombre variable de descendants, qui deviennent des générateurs à leur tour. L'organisme de chacun de ces derniers contient aussi une partie somatique et une partie génératrice, formées toutes deux par une portion de la substance qui constituait la partie génératrice du premier générateur ; cette substance s'est accrue, s'est compliquée, et a fourni ainsi le Métazoaire complet. Il suit de là que, mettant de côté les parties somatiques, les éléments reproducteurs des descendants proviennent directement de ceux du générateur primordial, et cette succession directe des parties génératrices, issues les unes des autres, se continue durant la série entière des générations. C'est la *continuité du protoplasme germinatif*, telle que l'admet Weissmann.

Cette continuité permet, non pas d'expliquer, mais de concevoir avec une netteté suffisante la raison d'être de l'hérédité. Il est évident, en effet, que chaque individu étant produit par une portion de la substance de son générateur, et employant une part de cette portion à engendrer à son tour des descendants, les forces vitales de cette substance sont capables de se transmettre d'une génération à l'autre. Mais ces forces transmises nous sont inconnues, et tout se borne pour nous à constater leurs effets.

Ces premières considérations prêtent à en émettre de nouvelles qu'il n'est pas le lieu de discuter ici, ni même d'exposer. Il suffit de se souvenir, pour ce qui touche à la morphogénèse des êtres, des deux modes producteurs des germes,

entraînant des conséquences si remarquables dans la durée de la vie des générateurs.



V. DÉVELOPPEMENT DES GERMES. — Ce développement est à examiner de deux manières : dans le *temps* et dans l'*espace*.

L'étude du développement dans l'espace est celle des formes embryonnaires; elle constitue donc l'*embryologie* stricte, c'est-à-dire celle qui s'occupe seulement des faits. Comme les germes, au moment où ils sont émis par le générateur, ont d'ordinaire une structure fort simple, et comme cette structure doit, par application de l'hérédité, se compliquer sans cesse jusqu'à égaler celle du générateur, le même germe offre, dans le cours de son développement, une série de formes successives, et sans cesse plus complexes.

Le développement des germes dans le temps est sujet à bien des variations suivant les espèces. En général, sa durée est plus courte que celle de la vie adulte; mais il existe à cet égard tellement de diversité et de dissemblances, qu'il est au moins superflu de les exposer ici. La seule classification qu'il soit logique de donner porte sur le moment où apparaissent les premiers indices de l'évolution embryon-

naire; on peut, sous ce rapport, distinguer deux types principaux : les *développements immédiats* et les *développements retardataires*.

Les premiers sont les plus fréquents. Dès l'émission des germes, ceux-ci évoluent et perfectionnent leur organisme jusqu'au moment où ils parviennent à leur état définitif. Les seconds sont de beaucoup plus rares; les germes, une fois constitués, vivent à l'état latent pendant une certaine période, et ne se développent qu'ensuite, ou bien subissent les premières phases de leur évolution, puis s'arrêtent pour recommencer plus tard. D'ordinaire, les temps d'arrêt coïncident avec la venue de circonstances externes défavorables, telles que le froid, la sécheresse, ou avec l'absence de milieux nutritifs appropriés; ce dernier cas est celui des embryons adaptés à une vie parasitaire, comme ceux des *Cestodes*, par exemple, et auxquels il est nécessaire que le hasard les conduise dans un habitat convenable. Les développements retardataires sont surtout le fait des spores des *Protozoaires*, des gemmules de *Spongiaires*, des œufs d'hiver de certains *Turbellariés*, des *Rotifères*, et de plusieurs *Insectes*. Ces œufs, et leur nom l'indique déjà, sont pondus en automne, passent l'hiver sans offrir aucun phénomène génétique, et ne commencent à évoluer qu'à la venue du printemps.

VI. RÉSUMÉ GÉNÉRAL. — En somme, la reproduction des animaux comprend un nombre considérable de phénomènes divers; et cela se conçoit, étant données la grande importance biologique de ce fait et l'immense variété de ces êtres. Cependant ces phénomènes, malgré les différences qui les séparent et la complexité qu'ils présentent souvent, se rattachent étroitement les uns aux autres, et s'élèvent tous d'une même base, qui est la reproduction des *Protozoaires* inférieurs.

Ces derniers sont constitués seulement par une masse de protoplasme, parfois dépourvue de membrane d'enveloppe



et même de noyau ; cette structure élémentaire concorde avec une vitalité rudimentaire et une absence complète de différenciation du travail physiologique ; toutes les fonctions sont réduites à leur modalité la plus simple, sont confondues les unes avec les autres, et ne peuvent être distinguées. La reproduction n'est pas séparable de la nutrition générale, dont elle n'est qu'une manifestation particulière ; et l'accroissement de l'espèce entraînée par elle se lie étroitement à celui de l'individu. Un individu déterminé augmente sa masse par le fait d'une nutrition abondante, qui non seulement compense les pertes, mais encore les dépasse. Cet organisme acquiert ainsi peu à peu un volume considérable, qui ne peut cependant franchir une certaine limite fixée par les circonstances physiques extérieures ; l'excès de nutrition continuant à s'effectuer, l'individu est appelé à se morceler en fragments, plus petits par suite que lui-même, et qui accomplissent de nouveau une série analogue de phénomènes vitaux. Ce renouvellement irrégulier, accidentel, est le point de départ de tous les procédés reproducteurs, et il se rattache, comme on vient de le voir, à la nutrition générale.

Une telle scission correspond au mode déjà décrit sous le nom de fissiparité. Le bourgeonnement, tout au moins chez les Protozoaires, est une altération de la fissiparité, en ce sens qu'une région déterminée du corps du générateur est seule chargée de s'accroître en vue d'assurer la reproduction, pour devenir ensuite plus ou moins indépendante ; et il est permis d'envisager de la même façon, en ne considérant que l'essence des choses, le bourgeonnement des Métazoaires. La sporulation est elle-même une fissiparité répétée une grande quantité de fois durant un laps de temps fort court, de sorte que de nombreux segments prennent naissance presque tous à la fois. Tous les procédés reproducteurs des Protozoaires se relient donc à cet acte si simple du morcellement, qui est lui-même la conséquence d'une nutrition exagérée. — Les circonstances qui précèdent et entourent ces

procédés se compliquent parfois ; l'autogenèse se double du rajeunissement, et conduit ainsi à la conjugaison complète.

De la conjugaison des Protozoaires découle la fécondation des Métazoaires, avec ses effets si remarquables tenant à la durée de la vie du générateur. D'autre part, les Métazoaires offrent des modes reproducteurs semblables à ceux des Protozoaires, effectués sans aucun concours d'éléments sexuels, et qui diffèrent de ces derniers seulement par la nature pluricellulaire des germes.

Il faudrait donc, pour étudier avec logique et dans tous ses détails la reproduction générale des animaux, l'examiner d'abord chez les êtres unicellulaires, puis la suivre avec toutes ses modifications chez les Métazoaires. Cependant, s'il est possible dès maintenant de concevoir l'ensemble de cette succession des faits, il est encore difficile de la préciser point par point ; car, dans certains cas, nos connaissances sont encore bien imparfaites. Aussi, dans les chapitres qui suivent, l'ancienne classification en « reproduction sexuée » et « reproduction asexuée » sera-t-elle maintenue ; en comprenant dans cette dernière tous les procédés offerts par les Protozoaires, et n'appliquant la première expression qu'à cette génération des Métazoaires opérée par la mise en jeu d'ovules et de spermatozoïdes.

---

## CHAPITRE III

### DE LA REPRODUCTION ASEXUÉE.

I. GÉNÉRALITÉS. — La *reproduction asexuée* est celle qui s'effectue sans le concours des sexes ; elle ne nécessite donc en rien la présence préalable d'ovules et de spermatozoïdes. Elle existe chez tous les Protozoaires et constitue leur unique mode générateur ; on la trouve aussi chez un grand nombre de Métazoaires ; mais n'empêche pas la reproduction sexuée de se présenter, et se borne à lui succéder avec une alternance plus ou moins régulière. Il est à remarquer que les Métazoaires inférieurs sont les seuls à l'offrir ; elle fait constamment défaut aux représentants élevés du groupe, tels que les Vertébrés par exemple ; il se manifeste donc une relation assez étroite entre la simplicité de la structure organique et la présence de la reproduction asexuelle.

Au moment même où se fait cette reproduction, un seul générateur est mis en cause, et non pas deux, comme il arrive souvent dans le cas contraire. Ce générateur donne naissance à un ou à plusieurs germes, qui deviennent en se développant de nouveaux individus complets, et, ce faisant, se séparent plus ou moins de l'être qui les engendre. Tantôt cette séparation est *complète* ; générateur et descendants sont distincts les uns des autres, et tout à fait indépendants. Tantôt elle est *incomplète* ; alors les descendants restent unis les uns aux autres comme au générateur, et sont accolés par une portion de leur corps, variable dans son étendue suivant les types considérés. Ces associations ont reçu le nom de *colonies*.

Les colonies sont donc des groupements d'individus soudés, et placés par cela même dans une certaine dépendance

vis-à-vis les uns des autres. Cette dépendance entraîne souvent une subordination assez grande de la partie au tout, c'est-à-dire de l'individu à la colonie ; ces conséquences, qu'il n'y a pas lieu d'exposer ici, sont des plus remarquables, et ont été étudiées dans tous leurs détails par plusieurs auteurs, notamment par E. Perrier. Il importe cependant de remarquer que la notion de colonie, prise dans son sens strict, s'applique seulement à des assemblages d'individus, et non à des répétitions d'organes semblables dans le corps d'un même individu. Il est vrai qu'il est difficile parfois, surtout chez les Métazoaires inférieurs, de distinguer entre l'individu et l'organe, tellement la simplicité est grande ; pourtant, les comparaisons des types entre eux, en partant des plus simples pour remonter aux plus complexes, permettent dans la plupart des cas d'arriver à établir le fait avec une précision suffisante.

Les êtres associés dans une colonie portent le nom de *zoôïdes* ; il est nécessaire de distinguer entre eux. Dans une colonie quelconque, les *zoôïdes* appartiennent souvent à plusieurs générations qui proviennent les unes des autres par voie asexuée ; ceux de la plus ancienne d'entre elles, de la première formée, ont été engendrés suivant le même moyen par un individu primordial. Celui-ci diffère par son origine de ses descendants ; il a été formé soit par une autre colonie, soit, et c'est toujours là le point de départ initial, par un ovule qui a été fécondé et s'est développé en embryon. Cet individu est donc, en remontant la série des phénomènes, le générateur de la colonie entière ; il sera utile parfois, pour faciliter les descriptions, de lui donner un nom qui évite une périphrase ; ce nom est celui de *zoïte*. La genèse d'une colonie est désormais facile à concevoir. Un individu issu de la reproduction sexuée engendre, par le mode asexuel, un certain nombre d'êtres qui lui restent attachés ; cet individu est le *zoïte*. Il se forme ainsi une petite colonie composée du *zoïte* et de quelques *zoôïdes* engendrés par lui. Ces derniers donnent à leur tour naissance à une nouvelle génération de

zooïdes, et, les choses continuant, la colonie accroît peu à peu le nombre de ses éléments constitutifs.

**II. MODES REPRODUCTEURS ASEXUÉS.** — La reproduction asexuée ne se manifeste pas toujours de la même façon ; ses divers modes sont assez nombreux, mais il est cependant possible de les grouper en quatre types, déjà connus pour avoir été signalés dans le chapitre précédent : la *fissiparité* ou *schizogonie*, la *gemmiparité* ou *bourgeonnement*, la *sporulation* et la *gemmulation*. Il serait même permis de ramener ces quatre types à deux principaux, car la sporulation et la gemmulation ne sont, en allant au fond des choses, que des modifications de la fissiparité.

Parmi tous ces procédés, les deux derniers sont les moins répandus ; la sporulation n'existe que chez divers Protozoaires, et la gemmulation que chez un petit nombre, fort restreint, de Métazoaires ; toutes deux, du reste, présentent entre elles beaucoup d'affinités, mais leurs différences sont encore assez grandes pour autoriser à les séparer. La fissiparité et la gemmiparité appartiennent tout aussi bien aux Métazoaires qu'aux Protozoaires, et s'effectuent de la même façon ; il faut cependant remarquer que, chez ces derniers, les germes sont toujours des fragments de cellules acquérant peu à peu la valeur cellulaire complète sans la dépasser, alors que ceux des premiers sont des agrégats de plusieurs cellules.

*Fissiparité ou schizogonie.* — *La fissiparité est un acte de reproduction asexuelle par lequel un générateur se divise en fragments, au nombre de deux d'ordinaire, qui se développent en nouveaux individus.*

Ce procédé reproducteur est très répandu, mais plusieurs des cas dans lesquels il se présente sont accidentels et non normaux ; ils ne font point partie du cycle habituel de la génération. Ce phénomène existe chez divers animaux inférieurs, tels que des *Actinies*, des *Astéries*, divers *Turbellariés*, etc. Lorsque, par accident, le corps de ces êtres vient à être coupé

en morceaux, chacun de ces morceaux ne meurt pas, mais conserve sa vitalité, et complique ensuite sa structure jusqu'à devenir un nouvel individu entier. Cette *fissiparité accidentelle* manque aux animaux supérieurs; mais il est permis de regarder comme en dérivant les faits de rénovation d'organes détruits ou de parties d'organes enlevées. Par contre, la *fissiparité normale* existe toujours, dans les espèces qui la possèdent, comme mode reproducteur habituel. Ses diverses manifestations se rapportent à trois ordres de considérations : l'un touchant les générateurs, l'autre les descendants, et le dernier les rapports établis entre les générateurs et les descendants.

Pour ce qui tient aux générateurs, la fissiparité est *totale* ou *partielle*. Elle est *totale* lorsque le générateur se divise complètement en deux parties. Elle est *partielle* lorsque la faculté fissipare du générateur est localisée dans une région déterminée de son corps, laissant en dehors d'elle la plus grande portion de l'organisme; celui-ci conserve donc, à peu de chose près, sa structure entière. Ce dernier procédé est le plus rare; on le trouve notamment chez plusieurs *Turbellariés* et diverses *Annélides*.

Sous le rapport des germes, la fissiparité est tantôt *homogone* et tantôt *hétérogone*. Elle est *homogone* lorsque les descendants ressemblent au générateur qui leur a donné naissance; elle est *hétérogone* dans le cas contraire, c'est-à-dire lorsque les descendants diffèrent de leur générateur par la forme et par la structure. Un exemple fort net de fissiparité hétérogone est offert par les embryons des Coelentérés qui appartiennent à la classe des *Scyphoméduses*; ces embryons, nommés *Scyphistomes* ou *Scyphopolypes*, ont l'aspect de cornets fixés par leur pointe sur des corps étrangers. Lorsqu'ils se divisent par fissiparité, le cornet se scinde transversalement en disques superposés; chacun de ces disques, bien peu semblable à son générateur, se sépare de ses voisins et se convertit en une Méduse libre, c'est-à-dire en un animal ayant à peu près la forme hémisphérique d'un dôme. — La fissiparité homogone est de beaucoup la plus

fréquente ; elle est parfois *simple* et parfois *multiple*. Elle est *simple*, lorsque le générateur ne se fissiparise jamais qu'une seule fois dans sa vie. Tels sont, par exemple, divers Turbellariés Rhabdocœles (*Microstomum*, *Catenula*) ; un individu se divise, dans la région postérieure de son corps, pour pro-

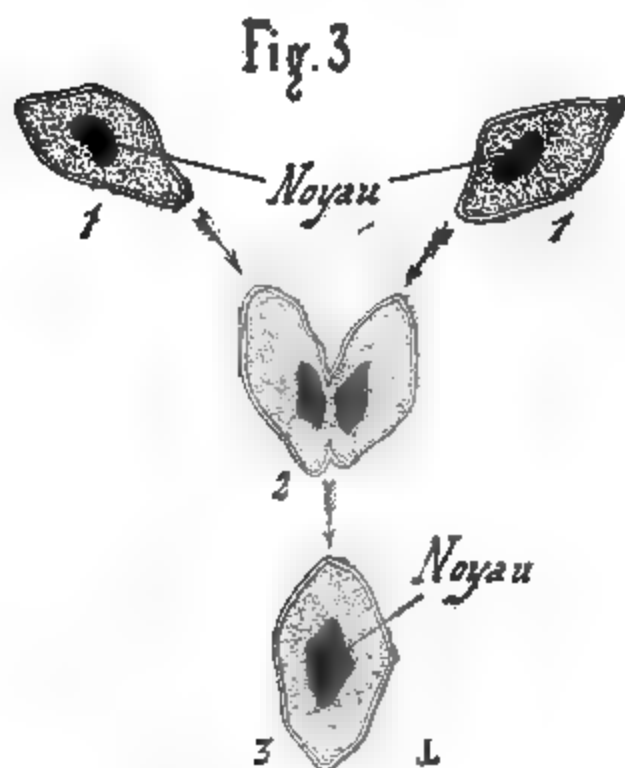


Fig. 3 — Tableau exprimant les phénomènes de la conjugaison des Protozoaires. — En 1, les deux individus se rapprochent. En 2, ils sont accolés, mais encore distincts en partie ; leurs protoplasmes se fusionnent dans la région d'accolement et leurs noyaux se rapprochent. En 3, la soudure est complète ; la fusion a atteint les protoplasmes et les noyaux, qui ne forment plus qu'un seul corps

duire un descendant qui ne se sépare pas de lui et lui reste accolé ; après quoi, cet individu ne se fissiparise plus. Puis le descendant devient générateur à son tour, engendre de la même façon un nouvel être, et en reste là également. Le dernier descendant agit encore d'après un procédé semblable, et ainsi de suite ; il se crée de cette façon une petite colonie dans laquelle chaque individu devient générateur à son tour, et ne se fissiparise qu'une seule fois.

— Il n'en est plus de

même dans la fissiparité multiple ; les descendants ne se divisent point, et le générateur est le seul à se partager en segments ; mais, dans ce cas, il se sectionne un certain nombre de fois. Les Annélides qui, comme les *Naïs*, les *Myrianides*, présentent la fissiparité dans le cours de leur évolution vitale, rentrent dans cette série ; le générateur qui provient d'un œuf se scinde dans la région postérieure de son corps pour

donner naissance à un premier descendant, puis se divise de nouveau un peu en avant de celui-ci, afin d'en produire un second, et ainsi de suite pendant un certain nombre de fois. — D'ordinaire, ces sortes de fissiparités, simple et multiple, sont distinctes l'une de l'autre ; elles sont cependant susceptibles de se combiner et d'aboutir à une fissiparité composée nullement régulière.

Enfin, les relations établies entre le générateur et les descendants sont de deux ordres, qui servent à établir deux nouveaux types : la *fissiparité complète* et la *fissiparité incomplète ou coloniale*. Dans le premier mode, et comme le nom l'indique, la division est totale, de manière que générateur et descendant se séparent très vite et vivent indépendamment les uns des autres ; il en est ainsi pour les

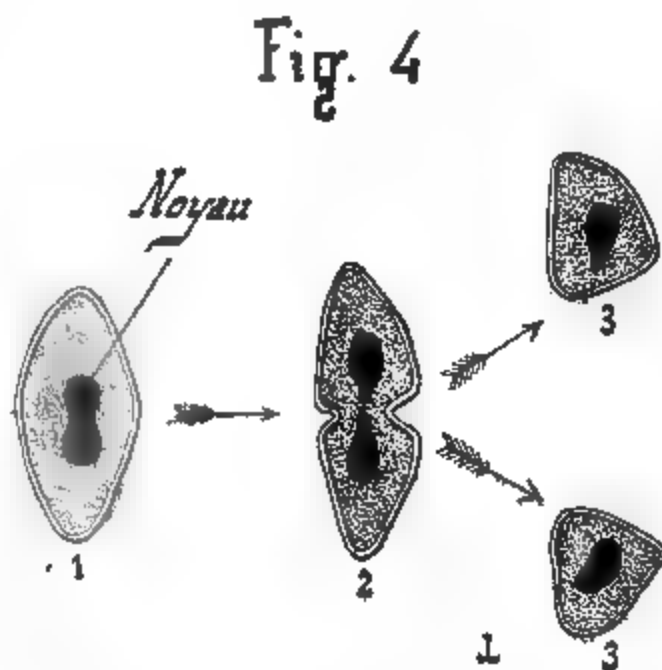


Fig. 4. — Tableau exprimant les phénomènes de la fissiparité des Protozoaires. — En 1, le noyau de l'individu commence à se diviser et prend la forme de biscuit. En 2, la division du noyau est complète et celle du protoplasme débute. En 3, la scission est achevée.

*Scyphistomes* mentionnés plus haut. Par opposition, le second type est caractérisé par la nature incomplète de la scission, qui maintient accolés durant un certain temps les individus, et les unit en une colonie ; telles sont, par exemple, les *Annélides* déjà citées.

**Gemmiparité ou Bourgeonnement.** — La gemmiparité est un procédé reproducteur asexué par lequel le générateur



*émet, en une région localisée de son corps, une expansion, ou bourgeon, qui se développe en un nouvel individu.*

La gemmiparité, nécessitant toujours la genèse préalable du bourgeon par l'organisme du générateur, est forcément *normale*, du moins dans la nature actuelle, où les êtres qui la présentent l'ont héréditairement ; mais elle a sans doute commencé par être accidentelle chez les ancêtres de ces êtres, et l'étude comparative, dans le même groupe, des types qui bourgeonnent et de ceux qui ne se reproduisent pas ainsi, démontre la vérité de cette supposition. — D'un autre côté, la gemmiparité est *partielle* par sa nature même ; le bourgeon, à son début, est petit, de nature fort simple, et consiste en une excroissance placée dans une région restreinte de son générateur.

La gemmiparité des Protozoaires est aisée à concevoir. L'unique cellule, qui constitue à elle seule le corps de ces êtres, émet une expansion de protoplasme contenant un noyau émané de celui du générateur ; cette expansion, d'abord réduite, grandit peu à peu et se convertit à mesure en animal parfait. — Les phénomènes sont plus compliqués chez les Métazoaires. L'organisme de ces animaux est un agrégat cellulaire, dont les éléments sont groupés en trois zones concentriques ou feuilletts : l'*ectoderme*, le *mésoderme* et l'*endoderme* ; celui-ci est interne par rapport aux autres et entoure directement la cavité digestive. Or, étant donnée une telle structure, il est nécessaire que les trois feuilletts du générateur entrent dans la constitution des bourgeons produits par lui ; et les faits acquis à la science permettent de considérer cette nécessité comme absolue. L'endoderme limite la cavité digestive ; du moment où il envoie plusieurs de ses parties constitutives dans le jeune bourgeon, il s'ensuit que ce dernier, en le réduisant au plus grand strict, offre l'aspect d'un diverticule émis par l'intestin du génératenr ; ce diverticule soulève devant lui la paroi du corps dans la région où il prend naissance, et la portion soulevée devient la paroi propre du bourgeon. Lorsque le générateur est privé de tube

digestif et d'endoderme, comme il en est pour les *Echino-coques* de certains Cestodes, la règle précédente trouve encore son application, car les bourgeons sont composés des seuls tissus ectodermiques et mésodermiques dont dispose l'être dont ils dérivent.

De même que la fissiparité, la gemmiparité doit être examinée sous le triple rapport des faits relatifs aux générateurs, aux descendants, et aux relations établies entre les uns et les autres.

Pour ce qui est des générateurs, la gemmiparité se présente de plusieurs manières. Tout d'abord, elle est *simple* ou *multiple*; elle est simple, lorsque le générateur ne produit et ne porte à la fois qu'un seul germe; elle est multiple, quand le gé-

nérateur engendre plusieurs bourgeons, soit en même temps, soit en des périodes assez rapprochées pour qu'un certain nombre de descendants se trouvent insérés sur le même individu; dans ce dernier cas, les bourgeons diffèrent d'ordinaire par l'état de leur développement, qui est plus ou

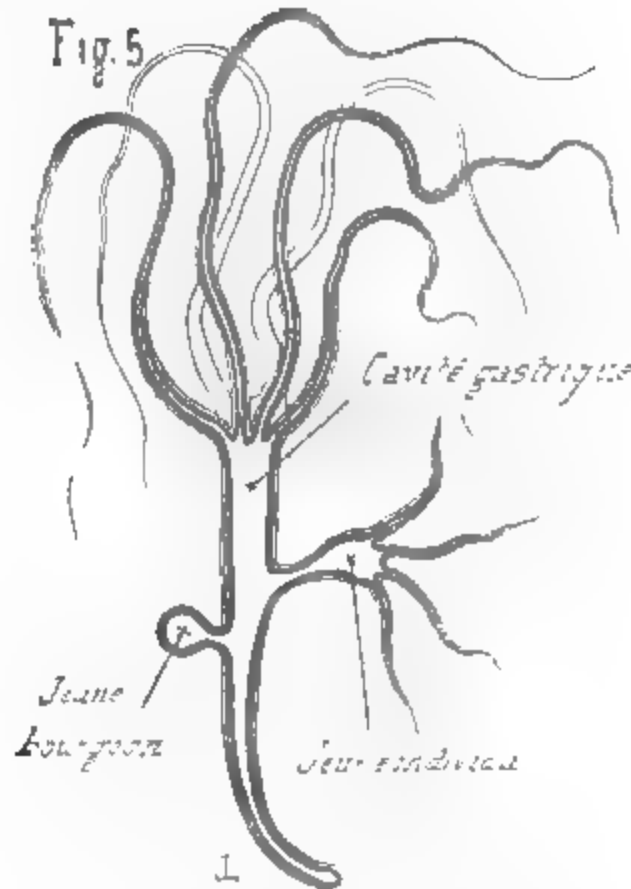


Fig. 5. — Diagramme du bourgeonnement d'une Hydre (Cœlentéré hydrozoaire). — L'individu est représenté en coupe optique, surmonté par ses tentacules; la paroi de son corps, composée des trois feuillets, l'ectoderme en blanc, le mésoderme en hachures, l'endoderme en noir, entoure sa cavité gastrique. L'individu porte deux bourgeons, dont l'organisation se réduit à celle d'un diverticule de la cavité gastrique entouré par la partie de paroi du corps placée à son niveau. Le bourgeon de gauche est très jeune; celui de droite, plus avancé dans son développement, offre la plupart des caractères de l'individu parfait.

moins avancé. — D'autre part, en considérant non plus le nombre des germes engendrés par le générateur, mais leur situation sur ce dernier, il est encore possible de reconnaître deux types : la *gemmiparité directe* et la *gemmiparité stoloniale*. Dans le premier mode, le générateur produit le bourgeon sur la paroi même de son corps. Par contre, dans le second, le générateur émet une expansion cylindrique, nommée *stolon*, qui est seule chargée de donner naissance aux descendants, l'organisme réel du générateur restant en dehors de cette action. — Ces quatre sortes de bourgeonnement sont, par leur définition, fort distinctes les unes des autres; en réalité, elles se combinent entre elles dans la nature, et parfois même un seul individu est capable d'en présenter plusieurs à la fois.

Par analogie avec la fissiparité, et sous le rapport des descendants, la gemmiparité est tantôt *homogone* et tantôt *hétérogone*. Elle est homogone lorsque les descendants ressemblent au générateur, et hétérogone dans le cas contraire. — Le bourgeonnement hétérogone est assez fréquent; on l'observe, par exemple, chez les *Polypes* des Hydrozoaires, qui donnent naissance à des *Méduses*; on l'observe encore, à un autre bout de la série animale, chez les Tuniciers appartenant au genre *Doliolum*.

Enfin, les relations établies entre les générateurs et les descendants permettent d'établir encore deux derniers procédés bourgeonnants : la *gemmiparité coloniale* et la *gemmiparité fissurante*. Dans ce dernier cas, le bourgeonnement se complique de fissiparité, car les descendants se détachent de leurs générateurs pour devenir autonomes; la séparation s'effectue d'ordinaire au moment où les premiers ont presque entièrement achevé leur évolution. Il en est ainsi, par exemple, pour la plupart des *méduses* d'Hydrozoaires signalées plus haut. Par contre, dans la gemmiparité coloniale, les descendants restent unis à leurs générateurs et constituent avec eux une colonie (*Alcyonaires*, par exemple). Ce procédé est le pendant de la fissiparité incomplète ou coloniale,

comme la gemmiparité fissuranté est celui de la fissiparité complète.

*Sporulation.* — La sporulation est propre aux Protozoaires ; elle consiste en un *acte reproducteur asexué par lequel le générateur se divise, dans un temps relativement court, en plusieurs fragments nommés spores* ; ces fragments sont d'abord accolés, puis se séparent les uns des autres, et se convertissent en autant d'individus parfaits.

Ainsi que le montre déjà la définition précédente, et sans qu'il soit nécessaire d'insister à cet égard, la sporulation est, en réalité, une fissiparité rapide, c'est-à-dire répétée un grand nombre de fois sur la même masse de substance organique dans une courte période de temps. Les phénomènes génétiques ne varient guère, quel que soit le type de Protozoaire considéré ; le générateur commence par se diviser en deux parties ; chacune d'elles se scinde à son tour en deux moitiés, et ainsi de suite jusqu'à ce que le nombre total des spores soit atteint. Chaque spore est composée d'une substance protoplasmique nucléée, entourée d'une paroi souvent dure et épaisse ; ainsi faites, elles se séparent les unes des autres lorsqu'elles sont mûres, c'est-à-dire lorsqu'elles sont achevées, et se développent. D'ordinaire, il leur est possible, dans le cas où les circonstances extérieures ne sont point favorables à ce développement, d'attendre pendant longtemps, en vivant à l'état latent, que des conditions mieux appropriées se réalisent. Le début de leur évolution consiste toujours en la rupture de la paroi sporulaire, qui met le protoplasme à nu ; celui-ci, ainsi débarrassé de son enveloppe, se convertit peu à peu en individu parfait.

Si ces faits ne présentent pas une grande diversité, il n'en est pas de même pour ceux qui les précèdent, et qui tiennent aux générateurs sous le double rapport du nombre de ces derniers et des modifications qu'ils subissent. Pour ce qui est du premier ordre de considérations, les cas offerts doivent être groupés en deux sections : la *sporulation simple* ou *autospo-*

riation et la sporulation conjuguée. Dans le premier type,

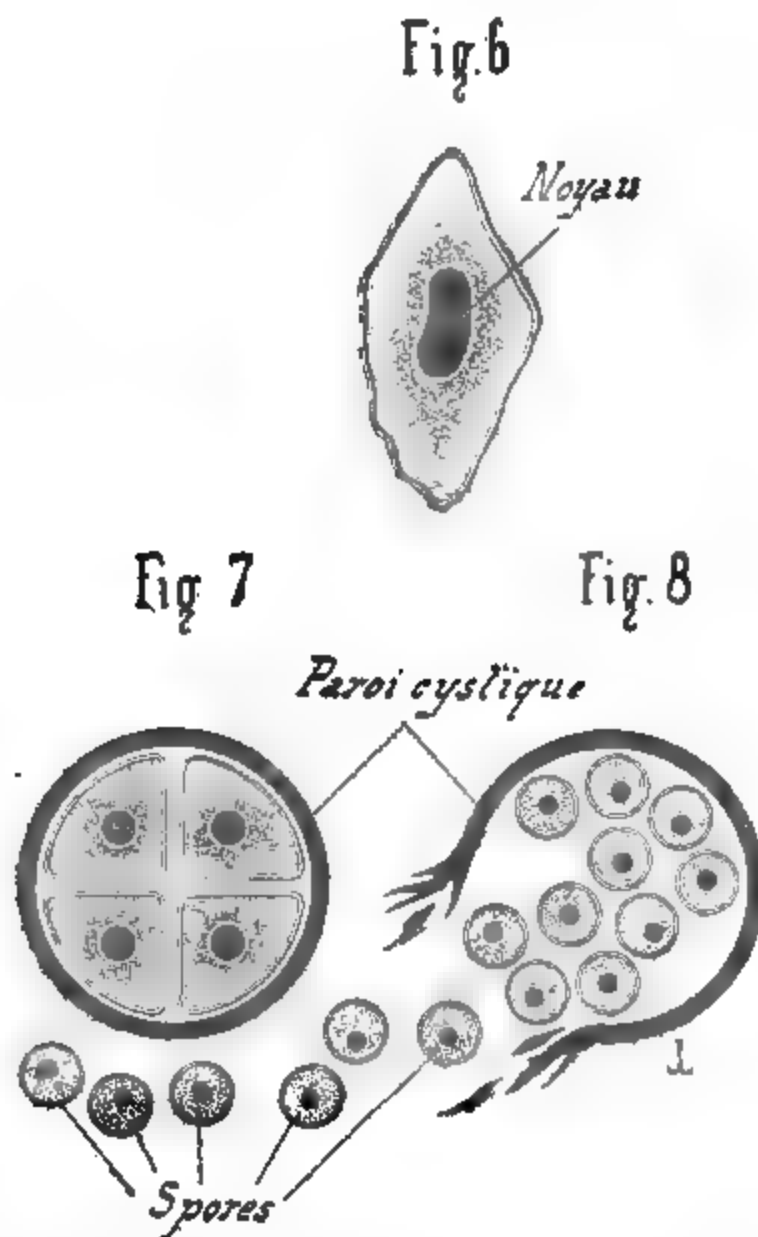


Fig. 6, 7, 8. — Sporulation des Protozoaires. — En 6, l'individu est représenté avec sa structure normale, sa cuticule externe et son protoplasme granuleux contenant le noyau. En 7, l'individu s'est arrondi, s'est entouré d'une épaisse paroi cystique, et s'est divisé en quatre segments. En 8, la scission, en continuant à s'exercer sur le protoplasme et le noyau, a partagé l'individu primordial en un grand nombre de segments arrondis, les spores, qui s'échappent lorsque la paroi cystique se brise.

les spores sont engendrées par un seul générateur ; tels sont, par exemple, les Sporozoaires inférieurs, tels que les *Micros-*

*poridies* et les *Myxosporidies*. Le second type est caractérisé en ce que deux générateurs, rarement davantage, s'unissent en une seule masse, l'*auxospore*, déjà signalée dans le chapitre précédent, qui se résout par la suite en spores ordinaires ; il en est ainsi chez les Sporozoaires supérieurs, comme les *Grégarines*, et chez les *Vorticellines* parmi les Ciliaires. Au sujet des modifications supportées par le générateur, qu'il soit simple ou double, la sporulation offre deux modes : la *sporulation nue* et la *sporulation cystique*. Le premier procédé tire son nom de ce fait, que le générateur se convertit en spores sans se recouvrir au préalable d'une enveloppe particulière ; il se borne à perdre ses appendices locomoteurs et à contracter quelque peu son protoplasme ; tels sont plusieurs Infusoires ciliés, comme le *Leucophrys patula*. Quant au second cas, de beaucoup plus fréquent, il est caractérisé par le phénomène suivant : le générateur rétracte ses organes locomoteurs et diminue de volume comme ci-dessus, puis sécrète une substance muqueuse dont il s'enveloppe et qui se durcit. Ce phénomène est connu sous le nom d'*enkystement*, et l'on dit que le générateur s'est transformé en un *kyste* ; la paroi durcie qui l'entoure est la *paroi cystique* (*Grégarines*). Ainsi protégé par cette dernière, le protoplasme de l'individu se divise en spores, qui sont capables de vivre à l'état latent pendant une longue durée (fig. 6-8).

*Gemmulation.* — La gemmulation est un acte de reproduction asexuelle par lequel un générateur donne naissance, dans l'intérieur de son corps, à plusieurs amas cellulaires, ou gemmules, qui sont rejetés à l'extérieur et se transforment en nouveaux êtres.

La gemmulation est un phénomène fort rare, spécial à quelques Métazoaires ; elle constitue presque, chez eux, le pendant de la sporulation des Protozoaires, et pourrait de même être placée dans la fissiparité. Elle répond, en effet, à une fissiparité partielle et interne ; partielle, car une portion seule de l'organisme du générateur est intéressée dans cet

Fig. 9-12

*Cellules embryonnaires*

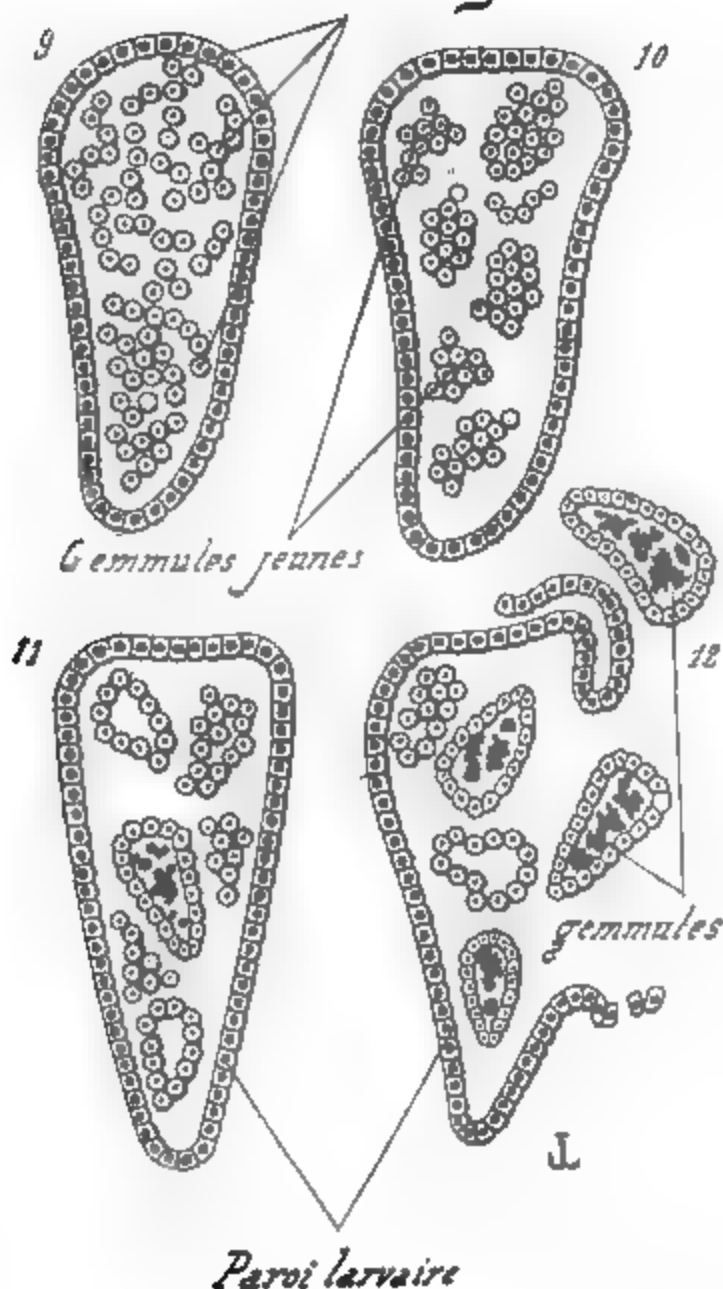


Fig. 9, 10, 11, 12. — Phénomènes de la gemmulation, pris chez les embryons des Trématodes endoparasites. En 9, le jeune embryon, ou *Sporocyste*, est constitué par une paroi larvaire qui entoure une cavité où se trouvent de nombreuses cellules embryonnaires ; ces dernières augmentent leur nombre par des scissions répétées. En 10, les cellules embryonnaires se groupent en amas, qui sont de jeunes *gemmules*. En 11, les gemmules perfectionnent leur organisation et deviennent semblables, sauf par la taille, au sporocyste qui les contient. En 12, la paroi larvaire se brise, les gemmules sont mises en liberté et achèvent leur évolution.

acte; interne, car cette portion qui engendre les germes est située dans l'intérieur du corps (fig. 9-12).

Les divers cas de gemmulation se ressemblent par plusieurs côtés, à cause de leur présence chez les Métazoaires et de la position des gemmules dans l'organisme. Ces gemmules sont des agrégats pluricellulaires; les éléments qui les constituent sont empruntés à ceux des trois feuilletts qui composent le corps; enfin, pour être mises en liberté, il est nécessaire qu'une partie au moins des tissus qui les entourent se détruisent, afin de leur permettre d'arriver au dehors.

REPRODUCTION ASEXUÉE.	FISSIPARITÉ.	Générateurs..	{ Totale. Partielle.
		Descendants..	{ Hétérogone. Homogone.
		Relations. ...	{ Complète. Incomplète ou coloniale.
	GEMMIPARITÉ.	Générateurs..	{ Nombre.. { Simple. Multiple.
			{ Situation. { Directe. Stoloniale.
		Descendants..	{ Hétérogone. Homogone.
		Relations.....	{ Fissurante. Coloniale.
	SPORULATION.	Nombre.....	{ Simple (autosporulation). Conjugée.
		Modifications.	{ Nue. Cystique.
	GEMMULATION. ....		{ Adulte.
			{ Embryonnaire.

La gemmulation véritable n'existe, du moins dans l'état actuel de nos connaissances, que chez divers Spongiaires (*Spongilla*, *Suberites*), chez les embryons, ou *Sporocystes*, de plusieurs Trématodes, et chez divers *Bryozoaires*; des dissemblances assez grandes découlent de cette différence de répartition. La *gemmulation* des Spongiaires et celle des *Bryozoaires* s'effectuent toujours chez des générateurs *adultes*. Par contre, celle des Trématodes est une *gemmulation*



*embryonnaire*, car elle se manifeste seulement chez des larves. Ce dernier procédé est rangé par plusieurs auteurs dans les cas de *pédogenèse*; cette assimilation est fautive, car la *pédogenèse* véritable, qui sera étudiée plus loin, étant une modification de la *parthénogénèse*, appartient à la reproduction sexuelle.

---

## CHAPITRE IV

### DES ÉLÉMENTS SEXUELS.

#### § 1. Généralités sur la sexualité.

I. — La reproduction sexuelle est propre aux Métazoaires. Elle s'effectue par le moyen de deux éléments, l'ovule et le spermatozoïde, destinés à se fusionner en un seul corps capable de se développer en embryon ; ce corps étant le germe initial, et provenant de l'ovule accru du spermatozoïde, mérite bien par là le nom d'*oospore*, c'est-à-dire d'*œuf-germe*, tout comme son correspondant des végétaux. Parmi ces éléments, l'ovule représente le sexe femelle, et le spermatozoïde le sexe mâle ; ils possèdent donc, à cet égard, une polarité différente, et leur union, qui confond en un tout simple leur substance et leurs forces, est la *fécondation*.

Parfois, l'ovule a la propriété d'évoluer, de se convertir en un embryon, sans se joindre au préalable avec un spermatozoïde ; ce phénomène, assez rare, et qui n'intervient jamais d'une manière continue dans la série des générations, est la *parthénogénèse* déjà signalée et qui sera étudiée plus loin.

Les produits sexuels offrent des caractères communs et des caractères particuliers. Les premiers tiennent à leur développement et à leur nature morphologique. L'ovule et le spermatozoïde proviennent de cellules-mères qui se multiplient pour les engendrer ; tous deux sont également des cellules simples. Ce fait est très net pour les spermatozoïdes, moins pour les ovules. Parfois ceux-ci absorbent avant la fécondation, et assimilent à leur propre substance, quelques éléments cellulaires voisins ; mais les parcelles nucléaires

de ces éléments se détruisent, et le noyau de l'ovule reste toujours seul; la simplicité cellulaire de l'élément femelle est donc réelle dans tous les cas. Les seconds caractères découlent des différences qui s'établissent dans les procédés employés pour effectuer la fécondation. Les spermatozoïdes doivent se déplacer pour aller trouver les ovules; aussi la majeure partie de leur protoplasme est-elle convertie en organes de translation, et notamment en fouets mobiles. Par contre, les ovules ne se déplacent pas; en conséquence, ils sont privés d'appendices locomoteurs. De plus, ces éléments possèdent en eux-mêmes le protoplasme et les réserves nutritives qui vont servir à former le corps de l'embryon; ils sont, par suite, plus gros que les spermatozoïdes.

D'autres différences interviennent encore. Comme l'ovule a pour fonction de donner au germe la substance organique nécessaire pour le produire, et de constituer la majeure part de cette substance, le rôle du spermatozoïde est tout de rajeunissement. L'apport en protoplasme qu'il fournit est insignifiant, tellement il est réduit; son noyau, étant la chose importante, est seul bien développé, et occupe en lui la plus grande masse; le spermatozoïde est une cellule presque réduite à son noyau, et pourvue d'ordinaire de la quantité de protoplasme strictement nécessaire pour produire les mouvements locomoteurs. D'autre part, les éléments mâles sont obligés de se déplacer pour aller s'unir aux ovules; beaucoup d'entre eux sont susceptibles de s'égarer, et ne parviennent point en effet à leur destination; aussi, d'habitude, sont-ils plus nombreux que les éléments femelles.

La fécondation des Métazoaires découle directement de la conjugaison des Protozoaires supérieurs. Comme elle, elle consiste en la fusion de deux cellules, devenant par là capables de se partager en un grand nombre de segments. La conjugaison amène un double effet; par la fusion des noyaux, elle détermine le rajeunissement du corps conjugué ou *auxospore*, et lui donne une vitalité, une aptitude à la multiplication, que les deux éléments primitifs n'avaient point

séparément; par l'union des protoplasmes, elle donne à l'auxospore une quantité de substance organique suffisante pour permettre cette multiplication. Il n'en est pas ainsi dans la fécondation; l'ovule seul contient la matière organisée qui va servir à édifier le germe; mais le rajeunissement nucléaire lui manque, et le spermatozoïde, réduit presque à son noyau, est chargé de le lui donner. Déjà cette division du travail se manifeste chez plusieurs Protozoaires ciliaires appartenant à la famille des *Vorticellines*; les individus destinés à se conjuguer diffèrent entre eux, car les uns, ou *macrogonidies*, sont gros et immobiles, alors que les autres, ou *microgonidies*, sont petits et errants. La dissemblance des éléments sexuels des Métazoaires n'est qu'une exagération de celle présentée par les *Vorticellines*.

Cette comparaison entre la fécondation des Métazoaires et la conjugaison des Protozoaires autorise à admettre, tout d'abord, que la première découle de la seconde; ensuite, elle permet de bien concevoir où réside, dans l'élément sexuel, l'ensemble des forces qui constitue sa polarité. Cet ensemble n'est pas localisé dans le protoplasme seul de la cellule que cet élément représente, ni dans son noyau, mais dans les deux à la fois. En effet, si l'on remonte à l'origine même de la fécondation, on trouve que ce phénomène comporte deux effets, dont l'un, l'accroissement, intéresse les protoplasmes, et dont l'autre, le rajeunissement, tient aux noyaux; partant, l'influence sexuelle appartient aux deux parties des éléments mis en jeu. Mais le rajeunissement seul conserve son importance primordiale; à la suite de cette division du travail qui donne à l'ovule la faculté de posséder la substance nécessaire à la production du germe, le spermatozoïde reste presque indifférent sous ce rapport, et la fonction d'accroissement se trouve diminuée d'autant.

Un nouveau fait intervient ensuite pour amoindrir les ressemblances fondamentales qui existent entre la conjugaison et la fécondation. La première est le propre des animaux unicellulaires, et, lorsque l'auxospore s'est divisée en seg-

ments, ceux-ci se séparent les uns des autres, car chacun d'eux se convertit en un individu distinct et autonome. La fécondation appartient aux animaux pluricellulaires; en conséquence, l'oospore, homologue de l'auxospore du cas précédent, se partage en segments qui restent accolés les uns aux autres tout en augmentant en nombre, et ne s'isolent point. Une oospore ne produit donc qu'un seul embryon, dont l'organisme est formé par l'association de plusieurs cellules.

II. — Les homologues indiscutables établies entre le spermatozoïde et l'ovule dérivent encore plus nettement de leur évolution que de leur structure définitive. Les considérations suivantes montrent, en effet, que chaque spermatozoïde est strictement l'égal de chaque ovule; leurs dissemblances tiennent aux différences de leur mode d'action, mais n'altèrent en rien leur équivalence parfaite.

Les amas d'éléments sexuels sont d'ordinaire localisés dans une région déterminée du corps du générateur; ils portent le nom de *testicules* lorsqu'ils sont mâles, et d'*ovaires* lorsqu'ils sont femelles. Ils se différencient des autres organes bien avant l'âge adulte de l'individu qui les possède, et apparaissent à l'état d'ébauches dans le cours des phases embryonnaires, du moins le plus souvent; ces ébauches sont d'abord confondues avec celles des autres appareils, et ne se distinguent souvent d'elles par aucun caractère appréciable à nos sens. Il n'en est cependant pas toujours ainsi; les ébauches sexuelles fort jeunes sont composées d'un petit nombre de cellules; or, dans certains cas, on voit ces dernières prendre naissance dès la segmentation de l'oospore, c'est-à-dire dès les premiers états du développement. On leur donne alors le nom d'*initiales sexuelles*; la présence de telles initiales a été signalée chez plusieurs animaux, les *Chætognathes* par exemple, mais ne paraît pas être générale, contrairement à l'avis de plusieurs auteurs qui voudraient la retrouver partout. Il semble plutôt que les ébauches sexuelles sont d'abord confondues avec les autres éléments du jeune

organisme, et ne se délimitent que durant les phases postérieures à la segmentation. Il est sans doute permis de concevoir l'existence sur notre globe, à une époque très reculée, de Métazoaires primitifs et à structure fort simple, qui n'étaient pas plus perfectionnés qu'une oospore segmentée, tout en possédant des cellules sexuelles ; mais il n'en est pas ainsi pour les Métazoaires actuels, qui sont plus complexes, et dont les éléments sexuels se montrent assez tard.

Mettant à part les conduits qui servent à mener les produits sexuels au dehors, les jeunes ovaires et les jeunes testicules sont composés de cellules agglomérées qui doivent donner naissance aux ovules et aux spermatozoïdes par les mêmes moyens ; cette identité parfaite a été démontrée par nombre d'auteurs récents, dont les principaux sont : Sabatier et Giard pour la France, Flemming, Ed. van Beneden, O. Hertwig pour l'étranger. Étant donné leur rôle, qui consiste à produire par leur division les éléments fécondateurs, ces cellules sont nommées *spermatoblastes* ou *spermogonies* dans les testicules, et *ovoblastes* ou *ovogonies* dans les ovaires ; elles sont en réalité, et leur nom l'indique, les cellules mères des spermatozoïdes ou des ovules.

Chaque spermatoblaste se partage, par des scissions répétées, en un groupe cellulaire compact, les *permatogemme* ; les éléments qui composent ce dernier sont des *protospermaties*, ou encore des *spermatocytes*. L'un d'eux s'amplifie beaucoup, grossit plus que les autres, et sert à les porter : c'est le *cytophore*. Celui-ci ne joue ensuite aucun rôle, mais non les spermatocytes. Chacun d'eux se partage deux fois de suite, dans un laps de temps fort court, et engendre par ce moyen quatre cellules, les *deutospermaties* ou simplement *spermaties*, qui se transforment directement en spermatozoïdes. Ce dernier phénomène n'a pas encore été trouvé chez tous les animaux, car il s'agit ici d'observations délicates et fort difficiles ; mais la plupart des travaux actuels tendent à prouver sa généralité (fig. 13-16).

Une succession similaire de faits se présente dans le déve-

loppement des ovules. Chaque ovoblaste se divise en plusieurs cellules, qui restent groupées, et constituent par leur réunion un corps qu'il serait permis d'appeler *ovogemme*, par analogie avec son correspondant des spermatozoïdes. L'une d'entre elles, équivalent du cytophore précédent, grandit plus que ses voisines et devient l'*ovocyte* ; les autres se disposent autour d'elle de manière à l'envelopper, restent petites, et forment ainsi une couche nommée le *follicule*. Les cellules folliculaires ne jouent aucun rôle dans la fécondation ; leurs fonctions tiennent à la nutrition ou à la protection de l'ovocyte, et se bornent là. Puis l'ovocyte se partage deux fois de suite, tout comme les spermaties ; mais, comme son protoplasme doit servir à l'édification du jeune embryon, cette double division a seulement pour effet de séparer de lui deux petites cellules, dites *cellules polaires*. Après quoi l'ovocyte, ayant parcouru la même série de bipartitions que le spermatozoïde, est apte à la fécondation, et constitue l'*ovule* définitif (fig. 17-20).

La concordance est parfaite à tous égards, et elle est des plus intéressantes, car elle dénote l'équivalence absolue de l'ovule et du spermatozoïde qui s'unissent dans la fécondation. Les seules dissemblances portent sur le choix, dans le spermatogemme et dans l'ovogemme, des éléments qui se transformeront en spermatozoïdes ou en ovules ; il existe, à cet égard, entre les deux sexualités, une opposition remarquable, mise en lumière par A. Sabatier, et dont cet auteur a montré toute l'importance. La cause de cette opposition est attribuable, sans aucun doute, à la différence des rôles joués dans l'acte fécondateur par les éléments sexuels. Les uns sont obligés de se déplacer pour aller trouver les autres ; partant, afin de parer aux pertes causées par cette nécessité, car la plupart d'entre eux s'égarent, ils doivent être plus nombreux ; tel est le cas des spermatozoïdes. L'inverse a lieu pour les ovules ; et de plus, afin d'accumuler en eux-mêmes une grande masse de protoplasme, ces derniers sont forcés d'emprunter le surcroît dans les milieux environnants. Le

raisonnement permet d'admettre que ces deux tendances différentes conduisent aux oppositions signalées ; la plupart des éléments des spermatogemmes deviendront des spermatoctes, alors qu'un seul des éléments de l'ovogemme se modifiera en ovocyte, qui absorbera souvent ses voisins du follicule, et se les assimilera pour augmenter sa propre substance.

Il est nécessaire de répéter que ces faits n'ont pas été retrouvés chez tous les animaux, car les observations acquises, bien que nombreuses, sont encore insuffisantes ; pourtant, comme on les a rencontrés dans la plupart des principaux groupes, et chez des êtres divers, tout porte à admettre leur généralité. Quelques exceptions cependant ont été constatées ; mais elles tiennent plutôt à la quantité des éléments produits par ces divisions successives, et à leur rôle, qu'à l'essence même des phénomènes. En somme, ces phases principales du développement des produits sexuels paraissent exister d'une manière invariable chez tous les Métazoaires, tout en offrant parfois des variations de plus ou de moins ; et elles démontrent l'homologie parfaite et l'équivalence complète du spermatozoïde et de l'ovule, en tant que cellules pourvues de sexualité. — Quant à la signification précise qu'il convient d'attacher aux deux dernières bipartitions, qui divisent le spermatoctes en quatre spermaties et l'ovocyte en ovule et cellules polaires, les avis sont partagés à cet égard. Il ne s'agit point, en cela, des faits observés qui sont indiscutables, mais de l'interprétation à leur donner. L'opinion la plus acceptable est celle portant à croire qu'il s'agit ici de phénomènes anciens, présentés dans leur développement par les cellules sexuelles des ancêtres des Métazoaires, et reproduits encore aujourd'hui par atavisme. Cette opinion sera du reste exposée et discutée plus longuement dans l'un des paragraphes suivants, et au sujet des cellules polaires.



## § 2. Des modes de la sexualité.

Les Métazoaires ne se ressemblent pas sous le rapport de la répartition des cellules sexuelles dans l'organisme du générateur; il existe à cet égard de grandes différences entre les divers groupes, et les considérations exposées dans le second chapitre de ce livre ont permis d'apprécier la nature des principales particularités offertes. Ces différences n'ont, dans la majorité des cas, aucune importance fondamentale, et ne peuvent en rien servir comme caractères de classification; parfois les genres d'une seule et même famille ou les familles d'un même ordre ne concordent pas sur ce point, et il est permis d'attribuer la cause de ces dissemblances à la plasticité des êtres organisés, qui leur permet de s'adapter aux circonstances environnantes. — C'est principalement aux recherches de Giard que nous devons de connaître avec exactitude la nature et la valeur des divers modes de sexualité.

Il importe tout d'abord de disposer ces modes en deux séries, déjà connues d'après le second chapitre : la *parthénogénèse* et la *fécondation*. Dans la parthénogénèse, un seul élément sexuel, l'ovule, est nécessaire. Cet élément se développe à lui seul, par ses propres forces; par contre, dans la fécondation, il faut que l'ovule s'unisse à un spermatozoïde, soit fécondé par lui, pour qu'il soit capable de donner un embryon.

I. PARTHÉNOGÉNÈSE. — *La parthénogénèse, on le sait déjà, est ce procédé de la reproduction sexuelle par lequel le générateur possède seulement des ovules, et des ovules capables de se développer sans fécondation.* Les générateurs sont donc des femelles, puisqu'ils engendrent des ovules; mais des femelles particulières, qui méritent un nom spécial à cause de la nature de leurs œufs, celui de *femelles parthénogénétiques*. La fécondation étant l'acte reproducteur normal et

constant de tous les Métazoaires sans aucune exception, il en est de la parthénogénèse comme de la reproduction asexuée ; elle se manifeste bien parfois dans une génération, ou dans une série de générations successives ; mais cesse toujours d'exister à un moment donné pour faire place à la fécondation ; après quoi, elle revient.

La parthénogénèse est *accidentelle* ou *normale*. Elle est *accidentelle* dans le cas où les générateurs ne sont pas exclusivement femelles ; il existe parmi eux des mâles ; mais si, par hasard, les ovules des femelles ne sont pas fécondés par les spermatozoïdes de ces derniers, ils ne s'en développent pas moins. Par opposition, la parthénogénèse est dite *normale* lorsque tous les générateurs, sans exception, sont des femelles dont les œufs évoluent sans être fécondés ; la parthénogénèse est forcément le seul procédé reproducteur, et sa présence n'est point due à un accident.

Les cas de parthénogénèse accidentelle ne se trouvent que chez divers Insectes, l'*Abeille* par exemple, plusieurs *Bombycides*, etc. Ce procédé permet sans doute d'apprécier à sa juste valeur la nature du développement sans fécondation ; ce développement n'est pas primitif, mais découle de la fécondation normale par la suppression, dans une seule génération ou durant une série de générations successives, de l'union du spermatozoïde et de l'ovule. L'influence vivificatrice et de rajeunissement fournie par l'élément mâle à l'élément femelle s'étend non seulement à ce dernier, mais encore aux ovules issus de l'être qui en provient.

La parthénogénèse normale peut être divisée en plusieurs groupes, suivant que l'on considère les générateurs ou les descendants. Pour ce qui a trait aux générateurs, la faculté reproductrice se manifeste tantôt chez des êtres parvenus à l'état adulte ou peu s'en faut, tantôt chez des larves qui n'ont pas encore terminé leur évolution. Le premier cas répond à la *parthénogénèse habituelle* ; le second à la *pédogenèse*, expression créée par von Baër. La *pédogenèse* est un acte de reproduction sexuelle par lequel une larve produit

est de beaucoup plus fréquente que la seconde ; un excellent exemple de cette dernière est offert par les Insectes appartenant à l'ordre des *Strepsistères*, dont les femelles conservent durant leur vie entière une forme de larves nymphales. La protandrie amène comme résultat principal une différence, souvent considérable, de structure entre les mâles et les femelles ; l'organisme des mâles est d'une complexité fort amoindrie, rappelant celui des larves et permettant de nommer ces êtres des *mâles larvaires simples*. Tels sont, par exemple, les *Bonellies*, qui appartiennent à la classe des Géphyriens armés ; les femelles seules arrivent jusqu'à l'état adulte ; les mâles restent fort petits, fort incomplets et vivent en parasite sur ces femelles. Il convient de placer, à côté des mâles larvaires simples, les *mâles larvaires dégradés*, qui accomplissent entièrement ou presque entièrement leur évolution complète, puis subissent des altérations ayant pour effet de leur donner une organisation plus simple ; ces altérations existent aussi chez les femelles, mais elles sont moins profondes ; il en est ainsi chez plusieurs Crustacés isopodes de la famille des *Bo-pyriens*.

Quant à la répartition des cellules sexuelles dans l'intérieur du corps du générateur, les deux types principaux sont déjà connus pour avoir été mentionnés dans le second chapitre : l'*unisexualité* et l'*hermaphroditisme*. Dans l'*unisexualité*, le générateur ne possède qu'un seul sexe ; par contre, dans l'*hermaphroditisme*, il les porte tous les deux.

Ces deux types se combinent assez souvent avec la progénèse, et surtout l'*hermaphroditisme*. Le cas le plus curieux est celui offert par les *mâles larvaires complémentaires*. L'*hermaphroditisme* est alors accompagné de progénèse mâle ou protandrie, ce qui revient à dire que les générateurs commencent par être mâles, puis deviennent hermaphrodites par l'apparition des organes femelles. Certains de ces générateurs accomplissent toute l'évolution normale, et arrivent à l'état parfait ; mais certains autres s'arrêtent à la phase caractérisée par la possession des seuls appareils mâles, et en

restent là. Ces mâles larvaires sont donc destinés à féconder des individus hermaphrodites qui, à la rigueur, pourraient se passer d'eux ; ils méritent bien en cela le nom de *complémentaires* qui leur a été donné. Parmi les animaux pourvus de mâles pareils, il faut citer les *Myzostomes*, et plusieurs Crustacés isopodes appartenant au groupe des *Epicarides*.

### § 3. Du spermatozoïde.

. — Le spermatozoïde est l'élément fécondateur mâle ; c'est lui qui doit aller se fusionner avec l'ovule pour permettre à ce dernier de se développer. Son rôle, en cela, est tout de rajeunissement ; il n'apporte à l'ovule qu'une quantité insignifiante de protoplasme, et sa principale fonction consiste à mélanger sa substance nucléaire avec celle de l'élément femelle, pour donner à cette dernière l'impulsion génératrice qui lui manque.

La partie la plus importante du spermatozoïde est son noyau ; le protoplasme réduit sert uniquement à former des appendices locomoteurs. Par suite, et contrairement à ce qu'il en est pour les ovules, les produits sexuels mâles présentent-ils, à peu de choses près, les mêmes dimensions exiguës et la même structure chez tous les Métazoaires. D'ordinaire, ces éléments offrent deux régions : l'une, plus grande, allongée en fuseau et contenant le noyau, c'est la *tête* ; l'autre, mince et effilée, ou *queue*, constituée par le protoplasme seul, sert d'organe de locomotion. Cet aspect, qui rappelle celui des anthérozoïdes des végétaux inférieurs, est de beaucoup le plus fréquent. Il est cependant des spermatozoïdes volumineux, compacts, munis d'un protoplasme épais qui émet dans tous les sens des expansions rétractiles, et se déplaçant par leur moyen ; tels sont, par exemple, ceux des *Crustacés*. Mais cette forme est moins répandue que la précédente.

D'habitude, les spermatozoïdes produits par un générateur déterminé sont tous semblables les uns aux autres lorsqu'ils sont mûrs ; certains Mollusques appartenant à l'ordre des

*Gastéropodes prosobranches* font cependant exception à cette

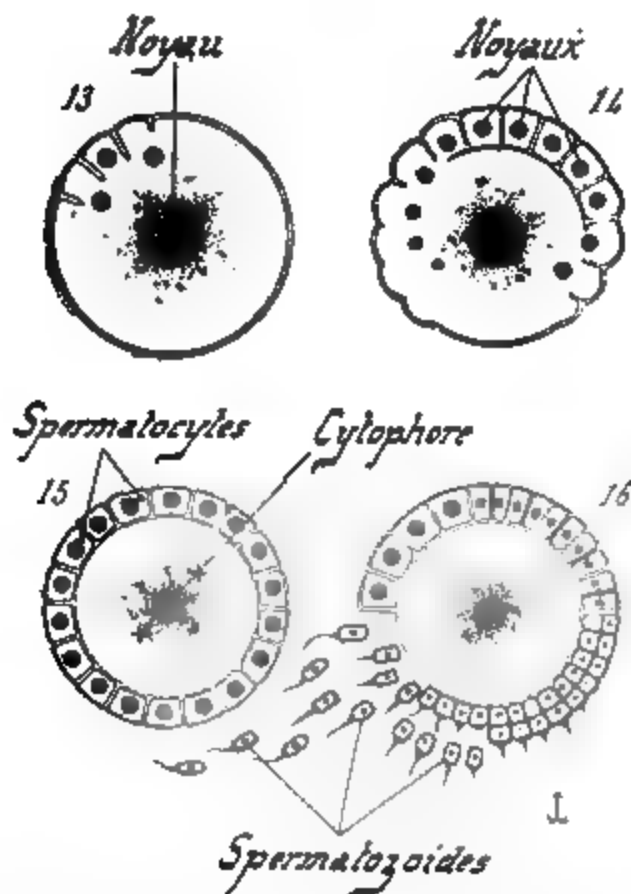


Fig. 13, 14, 15, 16. — Tableau exprimant d'une manière schématique la spermatogenèse des *Métasoaies*, telle qu'elle résulte des travaux les plus récents. En 13, la cellule mère ou *spermogonie*, composée de son protoplasme et de son noyau, commence à se diviser sur sa périphérie en petites cellules ; le noyau de la *spermogonie* se partage pour fournir des noyaux à ces dernières, dont la petitesse empêche les plans de scission de pénétrer jusqu'au centre ; l'ensemble de ces phénomènes, qui correspond à une division cellulaire inégale et incomplète, a souvent été décrit comme un bourgeonnement. En 14, suite de cette division. En 15, achèvement de la division : la *spermogonie* est convertie en un *spermatogonie* avec son volumineux *cytophore* central et ses *spermatocytes* extérieurs. En 16, la spermatogenèse est presque terminée. Chaque *spermatocyte* s'est scindé en quatre *spermatis*, qui s'isolent les uns des autres, deviennent libres, et se convertissent en *spermatozoïdes*.

il dérive de la spermatis, sont tellement contradictoires, qu'il n'est guère possible de se faire, à cet égard, des notions pré-

régles. Ces animaux possèdent deux sortes d'éléments mâles : les uns petits et vraiment doués de la faculté fécondante, les autres gros et ne jouant aucun rôle sous ce rapport. Il est probable que ces derniers, tout en se développant comme de véritables corpuscules fécondateurs, correspondent à des ovules imparfaits qui n'ont pas terminé leur évolution.

II. — Le spermatozoïde étant l'équivalent d'une cellule, doit offrir une structure cellulaire complète, principalement pour ce qui a trait au noyau. Malheureusement les observations faites à ce sujet, sur la structure du spermatozoïde mûr comme sur la manière dont

cises et complètes. Pourtant, certains faits principaux semblent hors de cause.

La spermatie se convertit en spermatozoïde et s'allonge pour cela ; une partie de son protoplasme reste autour du noyau pour constituer la tête avec lui, et l'autre s'allonge pour former la queue. Le noyau se contracte et subit des modifications chimiques qui ne paraissent pas être les mêmes chez tous les animaux ; tout en diminuant de volume, et cette diminution est souvent considérable, tantôt les filaments chromatiques entiers, tantôt plusieurs d'entre eux se confondent les uns avec les autres et produisent ainsi une petite masse homogène et réfringente ; cette masse est le *noyau* du spermatozoïde. La spermatie, comme toutes les cellules, est pourvue d'un *corps accessoire* ou *centrosome* ; ce corps ne disparaît pas, et se place dans la tête du spermatozoïde, où il persiste jusqu'à la fécondation dans laquelle, d'après des études toutes récentes, il joue un grand rôle.

La plupart des auteurs qui ont examiné le développement des spermatozoïdes ont décrit des formations, les *corps problématiques*, dont ils ignorent la nature et le rôle. Il est certain que ces corps n'ont pas toujours la même signification ; d'après les descriptions faites, certains naturalistes ont donné ce nom à des spermaties frappées de régression, et d'autres l'ont accordé au corps accessoire du spermatozoïde. En somme, ces corps ne sont point des éléments distincts des autres, et l'on doit cesser de les désigner par une expression particulière.

#### § 4. De l'ovule.

I. STRUCTURE. — De même que le spermatozoïde, l'ovule est l'équivalent d'une cellule, soit que l'ovocyte dont il dérive se développe directement sans rien emprunter aux milieux qui l'environnent, soit qu'il s'assimile au préalable la substance de plusieurs cellules de l'ovogemme auquel il appartient ; dans ce dernier cas, en effet, les noyaux de ces dernières dis-

paraissent et font perdre par là toute autonomie, toute valeur complète, aux éléments dont ils faisaient partie. Mais,

Fig. 17-20

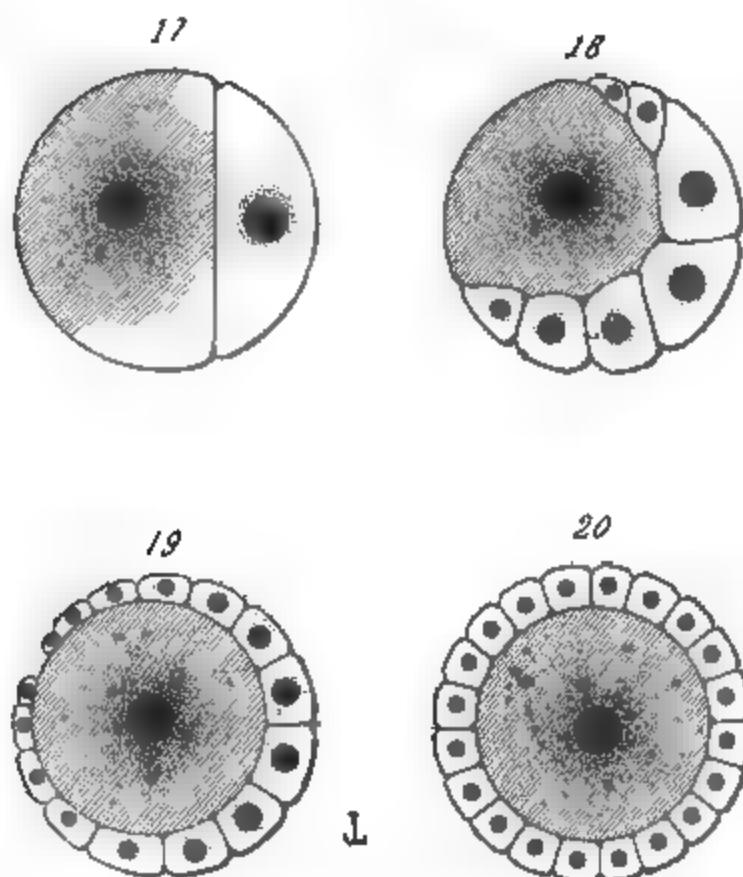


Fig. 17, 18, 19, 20. — Tableau exprimant d'une manière schématique l'ovogenèse des Métazoaires. — La région ombrée représente la partie du protoplasme primitif qui constitue celui de l'ovule et devient le vitellus. Comparer au tableau précédent (p. 66), qui exprime la spermatogenèse. En 17, l'ovogenèse, ou cellule mère, s'est scindée en deux cellules ; la segmentation est beaucoup moins inégale que celle de la spermatogenèse et elle est complète. En 18, suite de cette scission, dont l'inégalité est plus accusée. En 19, suite de cette scission ; l'ovogenèse primitive s'est transformée en un amas cellulaire, l'ovogemme, dans lequel une volumineuse cellule centrale est entourée par une assise de petites cellules enveloppantes. En 20, achèvement de l'ovogemme ; la volumineuse cellule centrale est l'ovocyte, qui correspond en cytophore du spermatogemme ; les petites cellules enveloppantes, qui correspondent aux spermatocytes du spermatogemme, sont les éléments du follicule.

bien que la structure fondamentale des produits reproducteurs femelles soit identique à celle des produits mâles, il existe cependant entre eux des différences importantes qui

découlent de la diversité de leurs fonctions ; le protoplasme est plus abondant dans l'ovule, car il doit constituer les premières ébauches de l'embryon futur ; des appendices locomoteurs comparables à ceux des spermatozoïdes font également défaut, puisque les ovules ne se déplacent point par eux-mêmes, du moins lorsqu'ils sont aptes à être fécondés.

De même que toute cellule, l'ovule se compose d'un protoplasme entouré par une membrane, et contenant un noyau avec un centrosome ; cependant, à cause de l'importance de ces corps et de l'aspect particulier qu'ils possèdent souvent, on les désigne par des expressions spéciales. Le protoplasme est nommé *vitellus* et le noyau *vésicule germinative* ; de même, la membrane périphérique est désignée par le terme de *membrane vitelline* ; il n'en faut pas moins se souvenir que, malgré ces appellations, la valeur et le rôle de ces parties ne sont en rien changés. Le noyau, ou vésicule germinative, est formé d'un réseau de nucléine, que limite extérieurement une paroi mince, et qui contient souvent un ou plusieurs granules volumineux, les *nucléoles* des auteurs ; dans le cas où existe un seul nucléole, on le nomme parfois *tache de Wagner*.

La fonction de l'ovule étant prééminente, puisque cet élément doit se convertir en embryon, l'organisme du générateur lui prête tout ce qui est nécessaire pour en assurer le parfait accomplissement. D'ordinaire, l'ovaire est situé à proximité d'organes riches en sucs nutritifs, vaisseaux sanguins, tube digestif, cavité générale du corps, ou renferme de nombreuses branches émises par l'appareil circulatoire ; parfois même l'ovule se détache de l'ovaire, et se meut dans les tissus, ou dans la cavité générale, en puisant dans les milieux qui l'entourent les matériaux qui peuvent l'aider à constituer son vitellus.

Le générateur donne ainsi à ses ovules toute la substance plasmique nécessaire ; il leur fournit de même des enveloppes destinées à les protéger autant que possible contre des circonstances défavorables. Ces enveloppes sont de deux



sortes. Tantôt elles sont empruntées à l'ovogemme et formées des cellules de cette dernière qui ne deviennent point des ovocytes; dans ce cas, ces cellules s'appliquent sur l'ovocyte et composent une couche, le *follicule*, qui disparaît parfois au moment de la fécondation, ou bien s'ajoute au vitellus pour en augmenter la masse. Tantôt elles sont produites par des glandes spéciales annexées à l'ovaire, et sont constituées par des substances albumineuses capables de se durcir; ces enveloppes non cellulaires portent le nom de *chorion*.

Un œuf complet présente donc plusieurs parties : d'abord l'ovule lui-même, ensuite ses membranes d'enveloppe. Généralement, les cellules folliculaires n'existent plus lorsque la fécondation va s'effectuer; il n'en est pas tout à fait de même pour le chorion, quand il s'en montre un. Ou bien, dans cette circonstance, le chorion est percé de part en part et en plusieurs points, de manière à permettre aux spermatozoïdes d'arriver jusqu'au vitellus; ou bien, comme chez les Oiseaux par exemple, la fécondation a lieu en un moment où cette coque n'est pas encore sécrétée. Chez la grande majorité des Métazoaires, une membrane chorionnaire n'entoure qu'un seul ovule; divers Plathelminthes font exception à cet égard, car leurs œufs, qui mériteraient en cela le nom d'*œufs composés*, comprennent un ou plusieurs ovules et un nombre parfois fort grand d'éléments cellulaires chargés de nourrir l'embryon pendant son développement.

Mettant à part le noyau, qui va s'unir à celui du spermatozoïde pour se rajeunir, le protoplasme de l'ovule, ou vitellus, est doué de propriétés importantes; il doit subvenir à la genèse des premières cellules de l'embryon, constituer leur substance, et il possède à cet effet des réserves nutritives souvent considérables. Ces réserves consistent en granulations, les *granulations vitellines*, qui sont absorbées par le protoplasme au fur et à mesure de ses besoins. L'ensemble de ces grains et du protoplasme qui les contient porte le nom, dû à son rôle, de *vitellus nutritif* ou *deutolécithe*. Parfois ces

granules sont répartis également dans l'ovule entier; d'ordinaire ils sont accumulés dans une région particulière du vitellus, plus ou moins grande suivant leur nombre, et qui

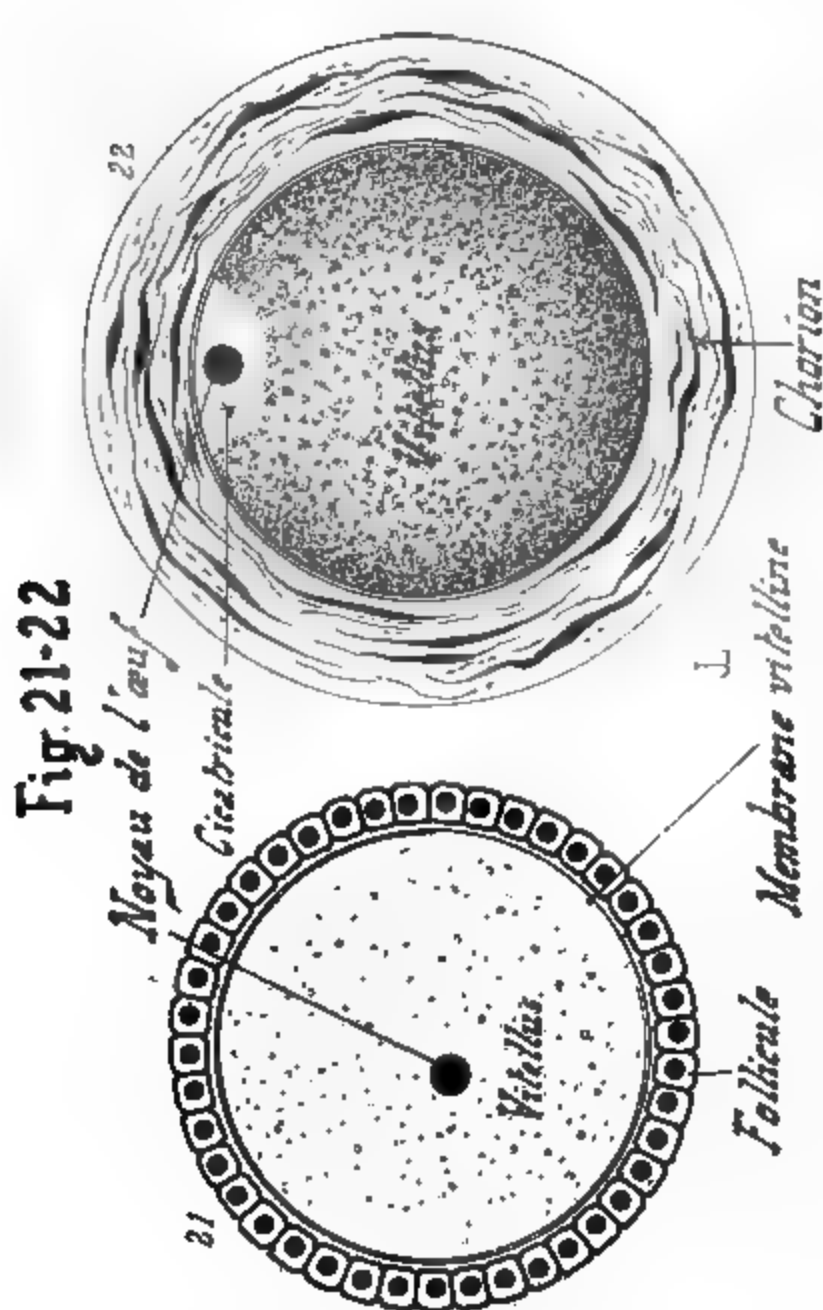


Fig. 21, 22. — Principaux types d'œufs. — En 21, ovule acécité entouré par un follicule. En 22, ovule féculécité entouré par un chorion; le vitellus, chargé de granulations, est presque tout entier du développement; seule, une petite cicatricelle, contenant le noyau, est constituée par du vitellus peu granuleux ou blastoderm. Dans les deux cas, le vitellus est entouré par une membrane vitelline sur laquelle reposent le follicule ou le chorion.

laisse en dehors d'elle les autres portions ovulaires constituées par du protoplasme privé de telles granulations. Ce dernier est nommé *vitellus évolutif*, *vitellus formatif*, ou encore *blastoderm*. C'est lui qui est plus particulièrement

chargé de se diviser en cellules, lors de la segmentation, et de composer les premières ébauches de l'embryon; le deutolécithe se borne à l'alimenter, à lui fournir les matériaux nutritifs nécessaires pour subvenir à cette genèse. Il existe sous ce rapport une grande variété parmi les animaux; parfois le deutolécithe, étant peu abondant, se divise tout aussi bien que le vitellus formatif, bien que ce phénomène soit plus lent; ailleurs, il est volumineux, compact, et ne possède point la capacité de se segmenter, cette faculté étant réservée au seul blastolécithe; dans ce cas, le vitellus nutritif est absorbé peu à peu par l'autre, et sa masse diminue à mesure. Toute une série d'intermédiaires, sur lesquels il est inutile d'insister ici, car ils sont du domaine de l'embryologie comparée, relie ces deux extrêmes.

Comme les œufs des Métazoaires diffèrent beaucoup entre eux pour ce qui touche leur teneur en deutolécithe, on comprend aisément que ces œufs soient dissemblables sous le rapport de leurs modes de segmentation, puisque la division de l'ovule est modifiée suivant que ce deutolécithe est capable de se fragmenter ou ne l'est pas. Ces variations ne sont nullement des caractères classificateurs, car on constate souvent, à cet égard, des divergences fort grandes entre des animaux très voisins. Lorsque le deutolécithe est peu abondant, et se trouve mélangé intimement avec le blastolécithe, l'ovule tout entier est intéressé dans la segmentation; on dit alors que cet œuf est à *segmentation totale*. Par contre, si le deutolécithe constitue un amas volumineux et incapable de division, la partie de l'ovule qui est composée de vitellus formatif se partage seule; aussi dit-on que l'œuf est à *segmentation partielle*. Ces deux expressions sont remplacées souvent par celles de *holoblastique* et de *méroblastique*; un ovule holoblastique est celui qui, après la fécondation, se scinde tout entier, et un ovule méroblastique celui dont une part seulement présente ce phénomène; la qualité de l'ovule en ce sens étant fonction de la richesse en deutolécithe.

Les conséquences d'un tel état de choses portent plus loin

encore que la segmentation, et la lecture des chapitres suivants donnera sur ces faits des notions assez complètes. Les premières assises cellulaires de l'embryon, ou *feuilletts blastodermiques*, aux dépens desquelles tous les organes prennent naissance, se développent, dans les ovules holoblastiques, à travers une série d'ébauches successives et de modifications ménagées; par contre, dans les ovules méroblastiques, elles sont engendrées sur place, et acquièrent leur structure définitive sans offrir des transformations bien nombreuses. Ces conséquences touchent, non seulement à la morphologie de l'embryon, mais encore à sa physiologie. Les ovules holoblastiques contiennent une faible quantité de matériaux nutritifs; cette réserve est rapidement épuisée, et n'existe plus alors que le petit être ne possède pas encore son organisation complète. Cet animal est alors obligé, pour parfaire son corps, de se nourrir lui-même; il quitte les membranes qui le protégeaient, et, encore à l'état d'ébauche, il puise dans les milieux extérieurs les aliments qui lui permettront d'augmenter sa masse et de se perfectionner; ces embryons libres sont nommés des *larves*. Il n'en est pas ainsi dans les œufs méroblastiques; abrité par les membranes chorionnaires, l'individu trouve dans l'ovule toutes les substances nutritives qui lui sont nécessaires pour se façonner; aussi ne devient-il libre qu'après avoir achevé son développement. Il suffit de comparer, parmi les Vertébrés, les Amphibiens, avec leurs larves ou têtards, aux Oiseaux pour se rendre compte des différences qui existent à cet égard entre les œufs holoblastiques et les œufs méroblastiques; des exemples analogues sont fournis par tous les autres embranchements des Métazoaires. Il ne faut pas oublier pourtant que les termes extrêmes sont seuls signalés dans la description précédente, et qu'ils sont reliés par de nombreux intermédiaires établissant une transition parfaite.

Dans la règle, les représentants les plus simples de chaque embranchement possèdent des œufs holoblastiques; les ovules riches en deutolécithe appartiennent plus spéciale-

ment aux types supérieurs, ou aux animaux terrestres. Une exception est cependant offerte par les Insectes, qui vivent sur terre pour la plupart, et dont les plus élevés présentent

Fig. 23-25

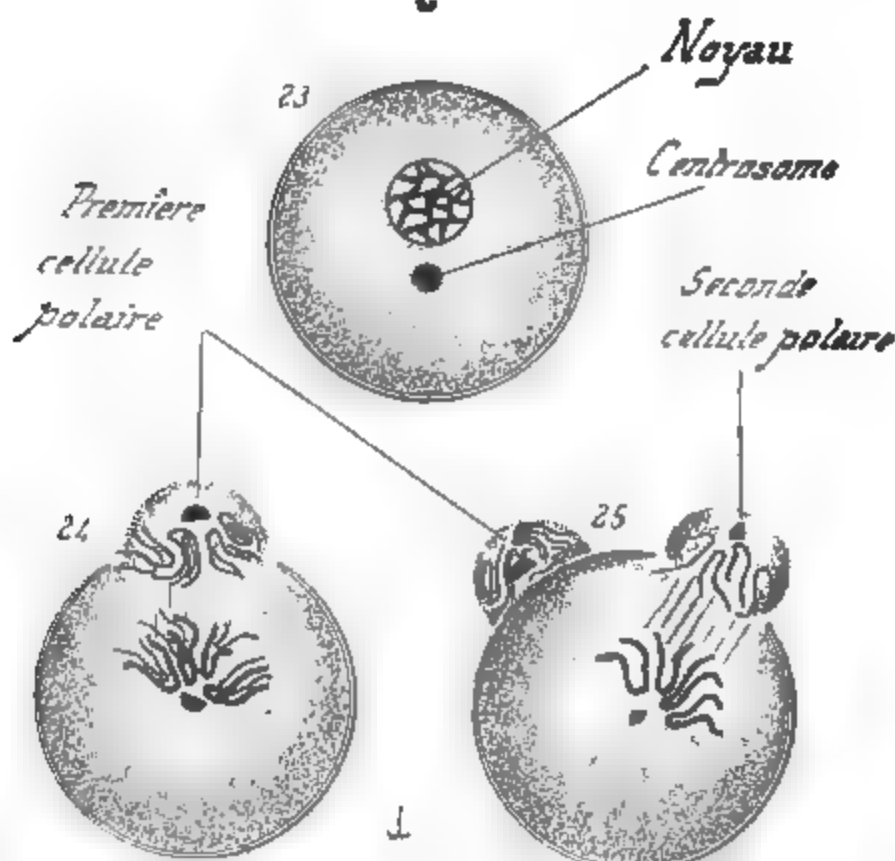


Fig. 23, 24, 25 — Genèse des cellules polaires de l'œuf ou transformation de l'ovocyte en ovule ; ce phénomène est encore nommé *maturation de l'ovule*. — En 23, l'ovocyte est représenté en entier, dépouillé de son follicule ou de son chorion. En 24, genèse de la première cellule polaire ; le centrosome se divise en deux demi-centrosomes, et le noyau, dont la substance a pris la forme d'anses, se divise également en deux parties. En 25, genèse de la seconde cellule polaire par le même moyen ; l'ovocyte, ainsi débarrassé des cellules polaires, est converti en ovule. Il est à remarquer que l'ovule contient moitié moins d'anses nucléaires que l'ovocyte primitif (fig. 24) ; cette diminution de moitié concorde avec celle qui se manifeste lors de la division des spermatozytes en spermatozoïdes.

seuls des larves ; mais il s'agit ici d'une adaptation particulière des embryons, et non pas d'un phénomène primitif.

II. MATURATION. — Les cellules ovulaires primitives, ou ovogonies, ne se convertissent point directement en ovules ;

elles se divisent en éléments d'abord semblables, qui deviennent ensuite inégaux, car l'un d'entre eux, l'ovocyte, grandit plus que les autres et constitue l'ovule définitif. Mais, avant de parvenir à ce dernier état, il agit comme les spermatocytes qui engendrent les spermatozoïdes, et subit deux bipartitions successives, ayant pour effet de séparer de sa propre substance deux petits éléments, nommés les *cellules polaires*. Ce phénomène, qui consiste en une double division rapide, et correspond rigoureusement à son homologue des spermatocytes, n'est autre que le changement de l'ovocyte en ovule, ou encore la *maturation* de l'ovule. La fécondation est impossible avant qu'il s'effectue, et n'aboutirait pas si un spermatozoïde venait alors s'unir à l'ovule; il faut à toute force qu'il se soit manifesté pour que la fécondation produise ses pleins effets.

Cette nécessité, jointe à la présence constante des deux cellules polaires dans toutes les genèses d'ovules, avait déjà frappé les anciens auteurs. Mais, ignorant la nature cellulaire de ces éléments, ils les avaient désignés comme des *globules polaires*; les uns les considéraient comme privés de toute fonction et les nommaient encore *globules de rebut*; d'autres leur attribuaient un rôle important dans la marche de la segmentation ovulaire, et leur accordaient le titre de *globules de direction*. C'est tout récemment que l'on a saisi la valeur complète de ces corps, et leur origine exacte aux dépens du noyau et du protoplasme de l'ovocyte; on s'est aperçu de même de la concordance complète qui existe sur ce point entre les spermatocytes et les ovocytes.

Les embryologistes ont longuement disserté sur la signification précise de ces cellules; après avoir compris que ces éléments étaient privés de tout rôle dans le développement embryonnaire, on a cherché à connaître la cause de leur expulsion. Leur existence constante chez tous les animaux, leur nombre fixé à deux, la nécessité pour l'ovule de les rejeter afin d'être apte à la fécondation, donnent à ce phénomène une grande importance, et l'on conçoit fort bien que

les naturalistes cherchent à en comprendre la raison. Les hypothèses actuellement admises sont au nombre de trois : la première est basée sur cette supposition que l'ovocyte étant hermaphrodite, il doit rejeter, pour devenir femelle, sa substance mâle sous la forme de cellules polaires ; la seconde, due à Weismann, porte sur la présence dans l'ovule de forces et de matières qui doivent être expulsées ; enfin, la dernière, et la plus acceptable, se borne à considérer ces faits comme une division cellulaire inégale.

La première hypothèse, celle de l'hermaphroditisme, ne peut pas être agréée en présence de plusieurs faits qui la contredisent, et dont le principal porte sur le procédé génétique de l'ovule. Si ce dernier est hermaphrodite, et s'il est obligé de rejeter sa substance mâle sous la forme de cellules polaires, un phénomène semblable serait nécessaire également pour le spermatozoïde ; celui-ci, hermaphrodite tout aussi bien que l'ovule, devrait expulser ses parties femelles pour redevenir strictement mâle. Or, tel n'est pas le cas ; chaque spermatocyte produit quatre spermaties, qui se convertissent en autant de spermatozoïdes, sans rien perdre de la matière qui les constitue. La même objection détruit également l'hypothèse donnée par Weismann. Cet auteur admet tout d'abord que les ovules contiennent deux *plasmas* : l'un, le *plasma propre*, qui est chargé de diriger la vitalité de l'ovule en tant que simple cellule ; l'autre, le *plasma ancestral*, dont le rôle est de diriger la vitalité de l'ovule en tant qu'élément germinatif, c'est-à-dire capable d'engendrer un embryon qui se développera pour devenir semblable à son générateur. Du moment où l'ovule, dans l'esprit de cette théorie, approche de sa maturité, il est nécessaire qu'il perde son caractère de cellule pour revêtir celui d'élément germinatif ; il expulse alors son plasma propre qui correspond à la première cellule polaire. Mais cet ovule va se fusionner ensuite avec un spermatozoïde ; celui-ci va lui apporter le plasma ancestral qu'il contient lui-même ; partant, afin d'éviter l'accumulation dans l'œuf fécondé d'une trop grande

quantité de plasma ancestral, l'ovule abandonne une partie du sien sous la forme de la seconde cellule polaire. Les considérants qui empêchent d'accorder la moindre créance à cette théorie sont nombreuses, et il est inutile de les exposer toutes. Aucun fait n'autorise à admettre dans l'ovule l'existence de deux forces évolutives séparées ; la supposition de leur présence est tout entière une conception de l'esprit. Weismann se base ensuite sur cette particularité, que les ovules parthénogénétiques expulsent une seule cellule polaire, et non deux ; or, s'il en est bien ainsi dans certains cas, le contraire se manifeste ailleurs, par exemple pour les œufs parthénogénétiques des Abeilles. Enfin, comme le spermatozoïde est l'équivalent de l'ovule, il devrait offrir des phénomènes semblables, ce qui n'arrive jamais.

La seule opinion acceptable est la suivante, qui découle des recherches effectuées par plusieurs auteurs contemporains, et notamment par O. Hertwig. Les spermatocytes, comme les ovocytes, subissent de nouvelles divisions après s'être séparés des amas cellulaires auxquels ils appartiennent ; ces divisions sont, dans la règle, au nombre de deux. La nécessité du grand nombre d'éléments mâles faisant encore sentir son action, les quatre cellules filles qui dérivent du spermatocyte se convertissent en autant de spermatozoïdes. La même nécessité n'existe pas pour les éléments femelles, et, de plus, chaque ovule doit posséder une masse considérable de protoplasme ; aussi, ces deux divisions s'exercent-elles de manière à séparer de l'ovocyte la plus petite quantité possible de matière organisée, et à le conserver presque tout entier pour former l'ovule définitif.

Cette hypothèse, basée sur de nombreuses observations récentes, est celle qui, dans l'état actuel de la science, concorde le mieux avec les faits acquis.

---



## CHAPITRE V

### DE LA FÉCONDATION, DE LA SEGMENTATION ET DES FEUILLETS BLASTODERMIQUES.

#### § 1. Généralités.

I. — L'ovule, s'étant débarrassé de ses cellules polaires, va s'unir à un spermatozoïde ; cet acte d'union a reçu le nom de *fécondation*. Ce phénomène accompli, et sauf le cas des œufs parthénogénétiques qui se développent à l'état de simplicité, l'ovule a perdu son caractère primitif ; il ne représente plus une cellule, mais bien un corps composé, capable de se diviser en éléments et de produire un organisme complexe ; il est devenu une *oospore*, c'est-à-dire un œuf germe, un œuf qui va fournir un embryon, celui-ci évoluant peu à peu pour se convertir en adulte complet. Comme on l'a vu plus haut, la fécondation des Métazoaires correspond à la conjugaison des Protozoaires, non pas tout à fait à la conjugaison normale et entraînant à sa suite ses deux effets d'accroissement et de rajeunissement, mais bien au rajeunissement presque seul.

L'ovule fécondé ou oospore se segmente ensuite ; il se divise par les procédés habituels en cellules nombreuses, qui vont elles-mêmes se multiplier et engendrer les divers organes. Cet acte de scission consécutive à la fécondation porte le nom de *segmentation* ; et les cellules qui dérivent de l'oospore par ce moyen sont dites des *blastomères*. La marche de la segmentation n'est pas la même chez tous les Métazoaires ; elle est placée sous la dépendance directe de la richesse de l'ovule en deutolécithe. Mais quelles que soient les modifications entraînées par ce dernier fait, on n'en constate pas moins

une uniformité remarquable dans tous ces phénomènes ; les premières ébauches organiques sont toujours produites d'après les mêmes procédés, qui reviennent sans cesse et se transmettent de générateur à descendant, sans présenter aucune variation importante.

Le corps de tous les Métazoaires actuels, même des plus simples d'entre eux, offre une assez grande complexité. Les cellules qui le composent sont disposées en assises concentriques, qui entourent la cavité digestive lorsqu'elle existe, et sont placées, lorsqu'elle manque, de la même façon que si elle ne faisait pas défaut. Parmi ces assises, la plus extérieure, qui enveloppe l'organisme entier, est constituée par une assise épithéliale ; il en est de même pour la plus interne, qui limite le tube digestif, sauf le cas où, ce dernier étant absent, l'épithélium interne n'existe pas. Enfin, les cellules intercalées entre ces deux couches appartiennent bien parfois au groupe des épithéliums, mais sont principalement modifiées en tissus conjonctifs et musculaires. Cet ensemble de tissus intermédiaires a reçu, comme conséquence de sa position, le nom de *mésoderme* ; l'épithélium interne celui d'*endoderme* ; et l'épithélium externe celui d'*ectoderme*. La paroi du corps des Métazoaires inférieurs, tels que les *Hydres* de nos eaux douces et les animaux voisins, se compose seulement, ou peu s'en faut, de l'ectoderme et de l'endoderme ; par contre, la masse et l'importance du mésoderme augmentent à mesure que l'on remonte la série des êtres, l'ectoderme et l'endoderme conservant toujours, à peu de choses près, leur simplicité première.

Quelle que soit sa complexité, le mésoderme se présente sous deux types principaux de structure : ou bien il est compact ; ou bien il est creusé de cavités, tantôt petites et nombreuses, tantôt amples et en quantité moindre, tantôt enfin d'un seul espace libre qui le fend en deux couches ; le premier cas est celui des COÉLENTÉRÉS, le second celui des COÉLOMATES. La cavité unique, ou l'ensemble des cavités possédées par ces derniers, a reçu le nom de *cœlome*, ou de *cavité géné-*

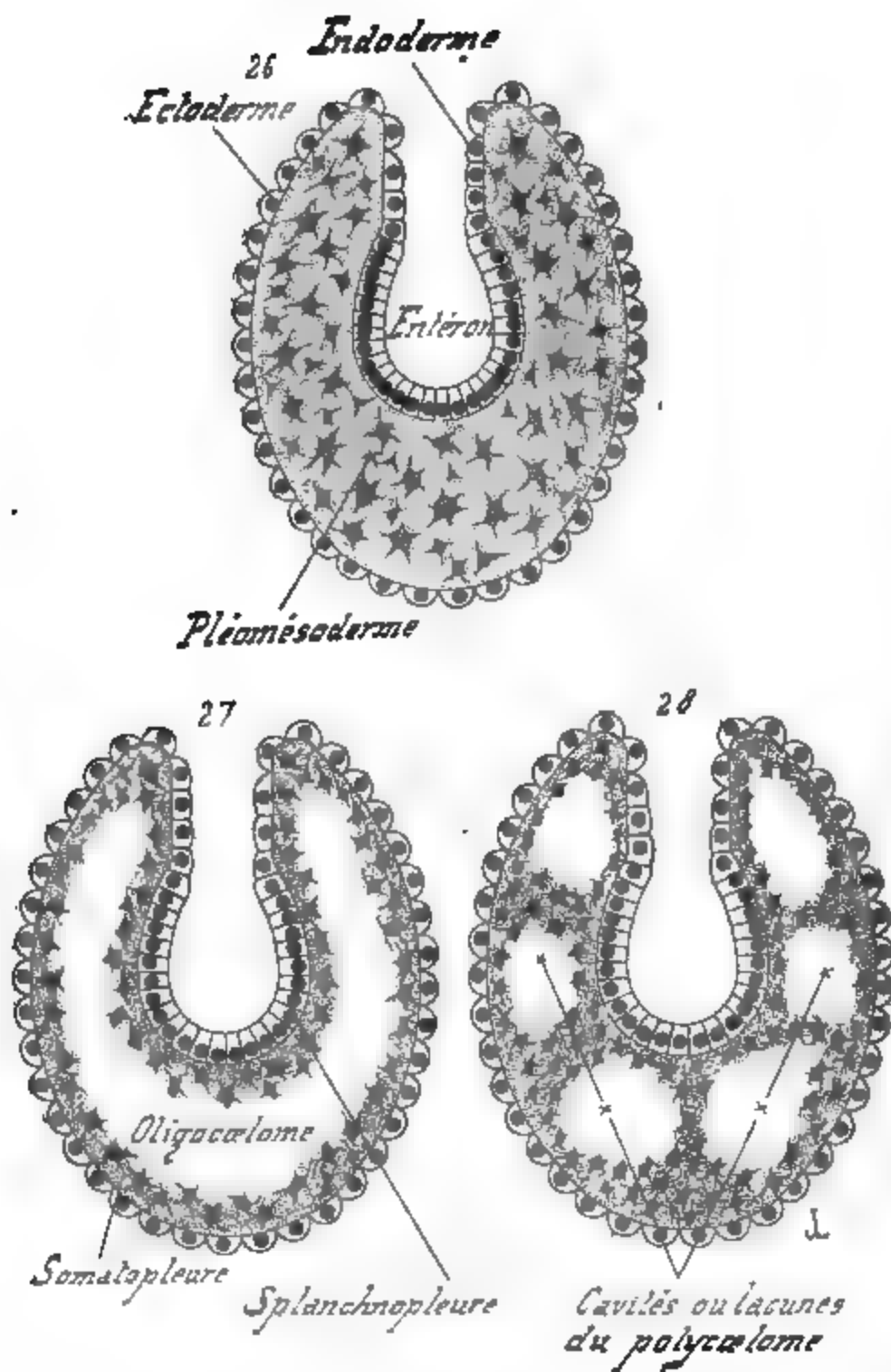


Fig. 26, 27, 28. — Diagrammes des principaux types de l'organisation des Métazoaires. — En 26, organisme d'un Cœlentéré avec son mésoderme compact ou pleomésoderme. En 27, organisme d'un Cœlomate pourvu d'un ample cœlome (oligocœlome), comme l'est celui d'un Chœlognathe ou d'une Annelide polychète, ou d'un Echinoderme ; le cœlomésoderme est divisé par l'oligocœlome en deux feuilletés dont l'un est la somatopleure et l'autre la splanchnopleure. En 28, organisme d'un Cœlomate dont le cœlome est divisé en petites cavités ou lacunes (polycœlome), comme l'est celui d'un Plathelminthe ou d'un Mollusque lamelibranche ; le cœlomésoderme présente un aspect spongieux, et n'offre aucune distinction nette en somatopleure et splanchnopleure. En 27, le cœlomésoderme est dit épithélial, et mésenchymateux en 26.

*rale*, ou de *cavité abdominale* ; partant, la cavité digestive n'est pas la seule dont le corps de l'animal soit pourvu dans son intérieur. Lorsque le coelome est ample, vaste, il occupe toute l'épaisseur du mésoderme et le partage en deux couches, dont l'externe est appliquée contre la face interne de l'ectoderme, et l'interne contre la face externe de l'endoderme ; la première est la *somatopleure* ou *feuillet pariétal* du mésoderme, et la seconde la *splanchnopleure* ou *feuillet viscéral*. Par opposition, si le coelome est divisé en un certain nombre de petits espaces, ces derniers, nommés *lacunes mésodermiques*, empêchent par leur présence une division nette en somatopleure et splanchnopleure ; l'ensemble du mésoderme prend un aspect diffus, une structure spongieuse plus ou moins accentuée, et l'on dit alors que ce mésoderme est *mésenchymateux* ; on simplifie parfois cette expression en employant simplement le terme de *mésenchyme* pour caractériser une telle disposition.

Quelques rares groupes d'animaux présentent seulement, soit l'une, soit l'autre, de ces deux structures ; les CHOÉROGNATHES fournissent un bon exemple de la première, les PLATHELMINTHES de la seconde. Assez souvent ces deux organisations sont confondues ; tels sont les VERTÉBRÉS, qui possèdent à la fois un mésoderme feuilleté et un mésenchyme.

Tous les Métazoaires actuels, sans exception, présentent un tel arrangement de leurs tissus ; quelles que soient la simplicité et la complexité de leur corps, ce dernier est toujours constitué par un ectoderme, un mésoderme et un endoderme, sauf le cas très rare (*Cestodes* par exemple) où ce dernier fait défaut à la suite de l'absence du tube digestif. Il est donc nécessaire que l'oospore donne naissance à ces trois couches. Or, d'une façon constante et chez tous les animaux dont l'embryogénie est connue, on observe que le premier effet de la segmentation est d'établir, dès les premières phases embryonnaires, trois assises concentriques, dont chacune engendre sa correspondante de l'âge adulte sans rien em-

prunter ni rien donner à ses deux voisines ; cela chez les Cœlomates surtout.

L'embryon encore fort jeune se compose à lui-même, avec les cellules qui proviennent de l'ovule par sa segmentation, un ectoderme, un endoderme et un mésoderme ; puis chacun de ces derniers subit son évolution particulière et distincte, à côté des deux autres avec lesquels il ne se confond pas. Ces trois assises primordiales, qui se façonnent ainsi dès le commencement de l'évolution embryonnaire, ont reçu le nom commun de *feuillet blastodermique* ; l'ectoderme de l'embryon augmente en volume et en complexité pour se convertir en celui de l'adulte, de même le mésoderme, de même aussi l'endoderme.

Le début de toute embryogénie est donc la genèse des feuillets blastodermiques par l'oospore segmentée. Les blastomères se rassemblent d'abord en un groupe cellulaire, le *blastoderme*, dont la forme varie selon la teneur de l'ovule en deutolécithe. Puis, le blastoderme engendre lui-même deux assises primordiales, l'une externe, qui mérite par sa situation le nom de *protectoderme*, et l'autre interne ou *protendoderme*. Après quoi, l'une de ces deux assises, le protectoderme chez la plupart des Cœlentérés et le protendoderme chez les Cœlomates, donne naissance au mésoderme ; cette formation opérée, chacune de ces couches se convertit respectivement en ectoderme et en endoderme, qui évoluent et se compliquent jusqu'à atteindre l'état parfait. L'ectoderme embryonnaire donne naissance à l'ectoderme, ou épiderme, de l'adulte, à tous les organes qui en dépendent, et au système nerveux ; l'endoderme produit l'épithélium de l'intestin et de ses annexes glandulaires ; enfin, tous les autres appareils de l'économie, lorsqu'il en existe, sont engendrés par le mésoderme.

L'exposition des phénomènes qui déterminent l'apparition des feuillets blastodermiques se dessine déjà. Après un premier paragraphe consacré à la fécondation, viendra l'étude de la segmentation, puis celle de la genèse du blastoderme

et de son dédoublement, enfin celle relative aux procédés formateurs du mésoderme. Malgré l'extraordinaire diversité, chez les Métazoaires, des organismes adultes, ces procédés sont peu nombreux et ne changent guère ; les différences que l'on constate à leur sujet tiennent soit à la richesse plus ou moins grande de l'ovule en matériaux nutritifs, soit à l'origine primordiale du mésoderme, qui dérive toujours de l'un des deux feuillets blastodermiques primitifs, et, chez la plupart des Coelentérés, reste souvent dans une certaine dépendance à leur égard.

II. — L'essai de synthèse qui compose le présent chapitre nécessite, pour rendre le style plus clair et plus net, l'emploi de termes créés exprès ; il suffira de bien se rendre compte de la signification exacte de chacun d'eux pour voir s'atténuer les difficultés de lecture inhérentes à un tel exposé. Il sera nécessaire également d'avoir sans cesse présentes à l'esprit la notion de la plasticité des êtres organisés, qui leur permet de s'adapter dans la mesure du possible aux circonstances environnantes, et celle de l'évolution lente de ces mêmes êtres, pour comprendre que chacun des cas étudiés plus loin n'est pas distinct de ceux qui le précèdent ou le suivent, mais se relie à eux par une série d'intermédiaires.

La connaissance exacte des feuillets blastodermiques, de leur origine, de leur développement et de leurs rapports mutuels, est la base même de la morphogénie embryonnaire ; c'est à elle qu'il importe de revenir sans cesse pour bien comprendre à leur tour l'origine, le développement et les rapports mutuels des organes, puisque ces derniers dérivent des feuillets du blastoderme ; c'est en l'omettant que les naturalistes arrivent à des contradictions et à des opinions erronées. Aussi, ne faut-il pas s'étonner qu'un certain nombre d'auteurs aient essayé de grouper tous les faits connus sur ce sujet, et de les rassembler en quelques notions générales devant servir de cadre à toutes les évolutions particulières. Parmi ces essais synthétiques, le plus important et

le plus digne d'attention est dû à E. Hæckel; E. Metschnikoff et les frères Hertwig l'ont complété par la suite.

La théorie donnée par Hæckel porte le nom de *théorie de*

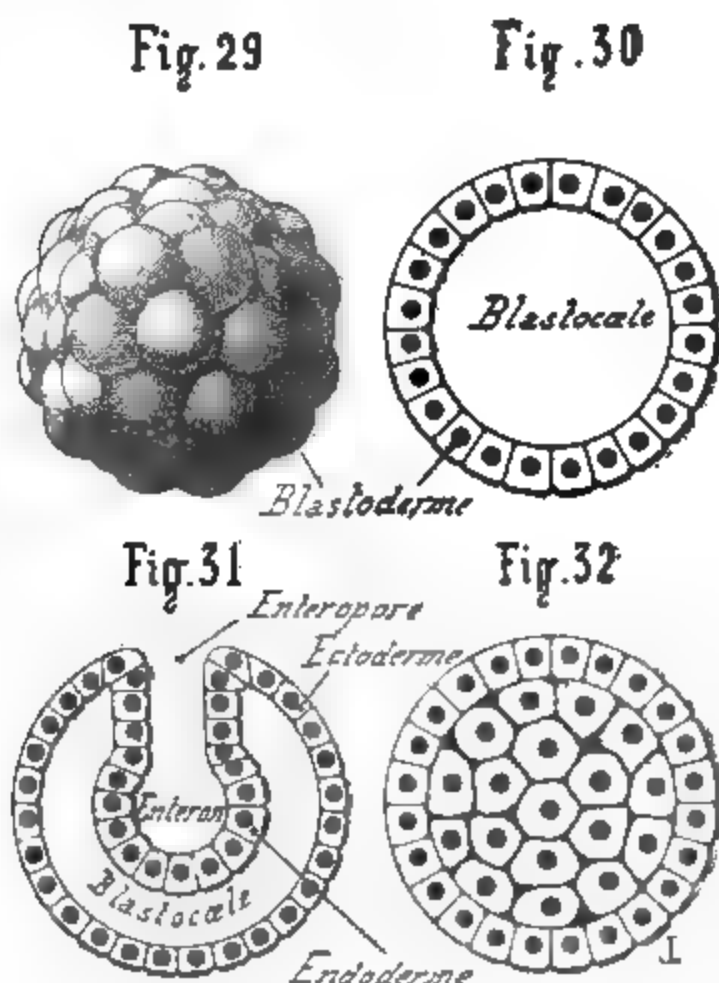


Fig. 29, 30, 31, 32. — Diagrammes exprimant les principales dispositions du blastoderme et de ses feuilletts. — En 29, relief d'une morule. En 30, coupe médiane d'une blastule avec son blastoderme périphérique et sa cavité centrale, la blastocèle. En 31, coupe médiane d'une gastrule avec ses deux feuilletts, l'endoderme (encore nommé endoblaste ou hypoblaste) en dedans et l'ectoderme (encore nommé ectoblaste ou épiblaste) en dehors; ces deux feuilletts sont séparés l'un de l'autre par un espace vide qui répond au blastocèle de la blastule dont la gastrule dérive; l'endoderme limite un espace central, l'entéron (encore nommé archentéron), qui communique avec le dehors par un orifice, l'enteropore (encore nommé blastopore ou anus de Rusconi). En 32, coupe médiane d'une planule montrant son aspect compact.

la gastrula; elle repose en effet sur l'existence, chez la plupart des animaux, et dans le cas où l'ovule contient peu de deutolécithe, d'une phase embryonnaire désignée par l'expression de *gastrula* ou de *gastrule*. Cette phase succède

presque immédiatement à la segmentation ; au moment où l'embryon l'atteint, la paroi de son corps se compose de deux assises cellulaires, l'*ectoderme* ou *ectoblaste* en dehors, l'*endoderme* ou *endoblaste* en dedans ; cette paroi limite une cavité centrale, l'*archenteron* ou ébauche de la future cavité digestive, qui communique avec le dehors par un orifice, le *blastopore*. L'ectoderme est encore nommé *épiblaste* et l'endoderme *hypoblaste* ; ces expressions ne sont pas toutes dues à E. Hæckel, qui n'a créé qu'une partie d'entre elles, mais à la plupart des naturalistes qui ont accepté sa manière de voir en la complétant. La gastrule évolue ensuite pour passer à un état plus parfait, qui se complique à son tour jusqu'à ce que la structure définitive apparaisse (fig. 31).

La phase gastrulaire n'est montrée que par les embryons dont l'ovule renferme une réserve nutritive insuffisante pour les alimenter, et qui sont obligés par suite de devenir des larves libres, capables d'aller chercher leur nourriture. L'oospore se segmente et se convertit en blastomères ; ces derniers sont agglomérés en une petite masse semblable à une framboise ou à une mûre minuscule, d'où le nom de *morula* ou *morule*. Puis une cavité se perce au centre de la morule, et, s'amplifiant, la transforme en une vésicule creuse ou *blastule*. Enfin, une partie de la paroi de cette vésicule se déprime et s'invagine dans la cavité centrale de manière à doubler en dehors la portion non invaginée de la paroi ; ce mouvement, nommé *embolie*, a pour effet de convertir la blastule en gastrule. La cavité de l'invagination devient l'archenteron, son orifice le blastopore, la partie invaginée l'endoderme, et l'autre l'ectoderme. — Dans le cas où l'ovule est riche en deutolécithe, les phases de la blastule et de la gastrule sont omises dans le cours du développement, et ne se présentent point ; du reste, comme on le verra plus tard, la présence de nombreux matériaux nutritifs dans l'œuf amène toujours, chez l'embryon qui en dérive, un développement plus rapide et plus immédiat en ce sens que les organes prennent naissance à l'endroit même où ils sont placés



chez l'adulte, et acquièrent rapidement leur structure définitive. La morule reste compacte et, par l'augmentation en nombre des éléments qui la composent, se modifie en une masse cellulaire pleine, nommée *planula* ou *planule*, par extension d'un terme appliqué tout d'abord à quelques Cœlentérés. Parfois, cette genèse de la planule s'effectue d'une façon telle que le blastolécithe, se multipliant avec plus de vitesse que le vitellus nutritif, ne reste point à sa place initiale et enveloppe peu à peu ce dernier; on applique à tort à ce procédé une expression qui rappelle le développement gastrulaire, en le nommant formation de gastrule par *épibolie*.

E. Hæckel s'est bien rendu compte des modifications que la teneur de l'ovule en deutolécithe entraîne dans les premières phases embryonnaires; il a montré que les altérations sont d'autant plus profondes que les réserves nutritives sont plus abondantes, et a créé des termes pour désigner les principales d'entre elles. Ces termes ne sont plus guère employés aujourd'hui, car les modifications sont tellement nombreuses qu'il vaut mieux souvent se servir de périphrases pour les bien préciser; mais il n'en est pas ainsi pour les expressions déjà signalées, qui sont d'un usage courant.

Depuis le moment où Hæckel a publié ses ouvrages pour exposer sa théorie, nombre de faits ont été trouvés, et tous sont venus pour leur part en démontrer la vérité, avec quelques atténuations pourtant. E. Metschnikoff a reconnu que certains animaux, appartenant aux groupes des Spongiaires et des Hydrozoaires, ne présentent pas de phase gastrulaire dans leur évolution, même lorsque les œufs ne renferment point de vitellus nutritif. Les embryons de ces êtres passent bien par les états de morule et de blastule, mais ils ne subissent point d'invagination embolique, et constituent leurs feuilletts blastodermiques par un autre moyen. De la paroi de la blastule se détachent des cellules, qui tombent dans la cavité centrale, et la remplissent; ces dernières composent l'endoderme par leur ensemble, et la paroi externe, après avoir subvenu à cette genèse, persiste et se convertit en ecto-

derme. Metschnikoff nomme *parenchymula* cette blastule ainsi comblée, et *phagocytes* les cellules de remplissage; ces expressions sont impropres à cause de leurs significations diverses, et le mieux est de les changer pour d'autres. Dans l'exposé suivant, la parenchymule de Metschnikoff sera désignée par le terme de *blastoplanule*, puisqu'elle succède à une blastule et se convertit en une planule compacte par le remplissage de sa cavité; de même, les phagocytes seront nommés des *endocytes*, ou cellules internes, expression qui évitera toute assimilation de ces éléments avec ceux qui détruisent les microbes, bien que leur forme générale soit la même. — Metschnikoff a désigné l'ensemble de ces considérations par l'expression de *Phagocytella-théorie*. Il admet en surplus que cette genèse phagocytaire de l'endoderme est le procédé initial de formation des feuilletts blastodermiques, duquel dérive, par une série d'altérations, le mode gastrulaire; les faits acquis semblent plutôt démontrer l'autonomie de chacun de ces moyens, et leur indépendance mutuelle.

La théorie de la gastrule, telle que Hæckel l'a donnée et que Metschnikoff l'a amendée, concerne seulement les deux feuilletts primitifs, et non le mésoderme; les frères R. et O. Hertwig ont essayé de réparer cet oubli par leur *Théorie du mésoderme et du cœlome*. Le mésoderme possède deux origines, l'une *épithéliale*, et l'autre *mésenchymateuse*. Dans ce dernier cas, il se détache des deux feuilletts primordiaux plusieurs cellules, qui s'insinuent entre ces deux feuilletts, s'y multiplient d'une manière active en prenant l'aspect d'un tissu conjonctif, et constituent le mésoderme. Les feuilletts primordiaux sont plus directement intéressés dans le premier; étant représentés par des assises épithéliales, ces assises émettent, par des procédés divers tenant à la genèse du cœlome, des expansions formées elles-mêmes de tissus épithéliaux; ces dernières, soit en restant planes, soit en se plissant pour occuper une surface plus grande, soit même en se segmentant, conservent toujours la disposition épithéliale en ce sens que les cellules sont serrées les unes contre les

autres, et évoluent pour produire les éléments musculaires et épithéliaux du mésoderme; étant donné un tel développement, les animaux qui le présentent seul sont privés de tissus conjonctifs. Certains êtres ont un mésoderme mésenchyma-

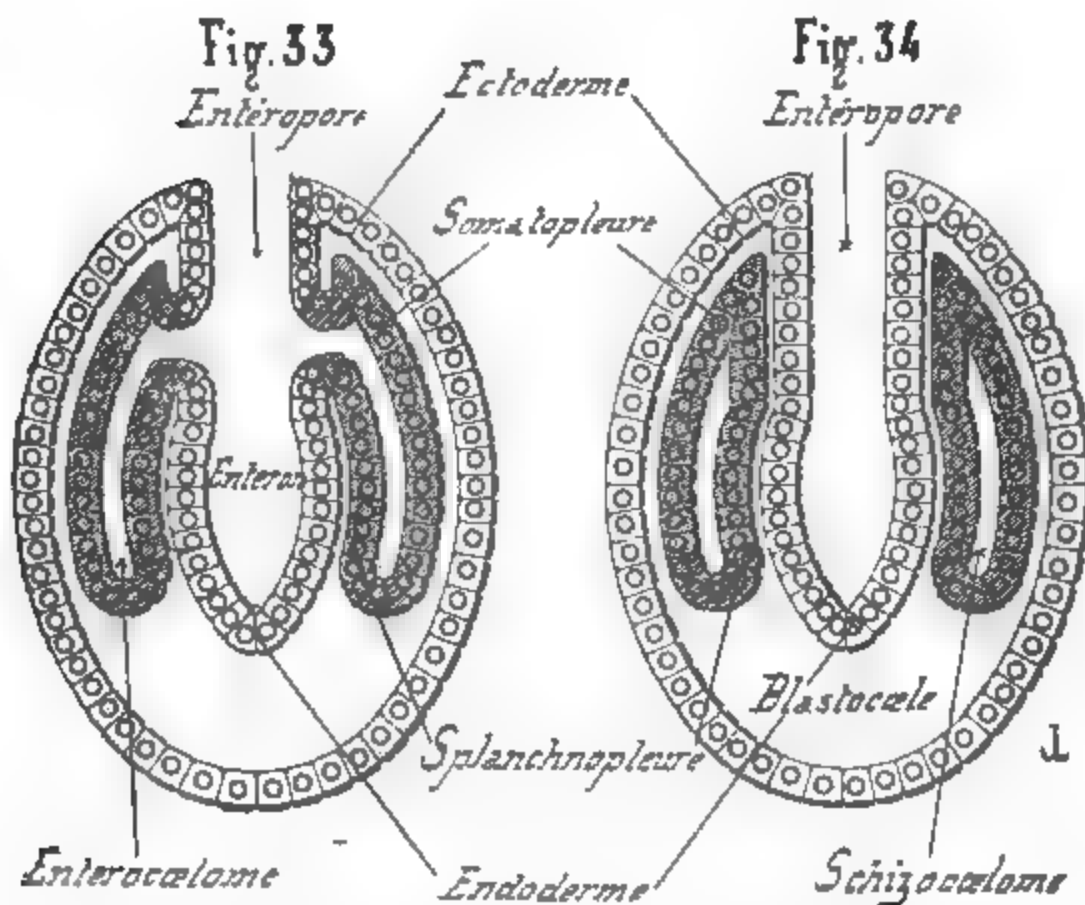


Fig. 33, 34. — Diagrammes exprimant les deux principaux types du développement du mésoderme chez les Coelomates. — En 33, genèse enterocoelienne du mésoderme et du coelome; l'entéron émet deux diverticules latéraux, dont les parois donnent les deux feuillets du mésoderme, la somatopleure et la splanchnopleure, et dont la cavité devient le coelome. — En 34, genèse schizocoelienne du mésoderme et du coelome; l'entéron reste inactif, et dans le blastocœle se développent deux masses cellulaires, dont chacune se creuse d'une cavité centrale; cette dernière devient le coelome ou schizocoelome, et ses parois produisent le mésoderme. — Dans les deux figures, tout ce qui appartient au mésoderme est ombré.

teux, tels les Crénophores et les Mollusques; certains autres un mésoderme épithélial, tels les Choétognathes; plusieurs enfin, les Ventréaux par exemple, possèdent deux mésodermes, le premier mésenchymateux et le second épithélial.

Le coelome, ou cavité générale du corps, dérive également,

toujours dans l'esprit de cette théorie, de deux origines : l'une *schizocœlienne* ou *pseudocœlienne*, l'autre *enterocœlienne*. L'*enterocœle* est un *cœlome* qui provient directement de l'*archenteron* des jeunes embryons, comme celui des ÉCHINODERMES et celui des VERTÉBRÉS ; la cavité archentérique émet un ou deux diverticules, qui soulèvent l'endoderme, se transforment en vésicules closes par la fermeture de leur orifice, puis se placent entre l'endoderme redevenu complet et l'ectoderme ; ces vésicules grandissent ensuite, et s'étalent dans le corps entier du petit être ; leur cavité se convertit en *cœlome* et leurs parois produisent le mésoderme. — *Les schizocœles n'ont jamais*, et à aucune époque de leur existence, *des relations directes avec l'archenteron* ; les premières ébauches du mésoderme sont compactes ; puis, à mesure qu'elles s'accroissent, une ou plusieurs cavités, semblables à de petites fentes qui augmentent sans cesse, naissent dans leur intérieur, et donnent naissance au *cœlome* ; l'expression de *schizocœle*, qui rend la notion d'aspect, doit être choisie de préférence à celle de *pseudocœle*. — Généralement, la genèse schizocœlienne du *cœlome* concorde avec une origine mésenchymateuse du mésoderme qui renferme ce *cœlome*, et, par suite, les enterocœles et les mésodermes épithéliaux vont de pair.

Les considérations données par les frères Hertwig ont un grand mérite ; elles montrent que les procédés génétiques du mésoderme et du *cœlome* se réduisent tous, quels que soient les animaux, à des cas peu nombreux, et elles précisent la nature, la valeur de chacun de ces cas. Pourtant, ces auteurs ont exagéré par trop l'importance de certains modes, ont parfois systématisé à l'excès plusieurs de leurs opinions, et n'ont pas assez tenu compte de tous les phénomènes embryologiques ; l'histogenèse du mésoderme les a surtout préoccupés, avec la structure histologique des tissus définitifs, et ils ont presque mis de côté les autres notions connexes. Aussi est-il nécessaire, à mon sens, d'amender cette théorie, en lui empruntant ce qu'elle offre de précis et d'exact, et en

évitant ce qu'elle contient de trop systématique. — Les principales des objections qui empêchent d'accepter dans leur intégrité les opinions des frères Hertwig portent : sur la distinction à établir entre le mésoderme compact des Coelentérés et le mésoderme creusé des Coelomates ; sur le fait que le mésenchyme, loin d'être un feuillet autonome, provient de la désagrégation locale des vrais feuillets blastodermiques ; sur cet autre fait que le mésoderme de certains animaux commence par être épithélial et finit par devenir mésenchymateux, ou que, parmi des êtres très voisins, les uns possèdent un mésoderme épithélial et les autres un vrai mésenchyme. Il serait possible de signaler encore beaucoup d'autres considérations défavorables à cette théorie, que j'ai données dans l'une de mes études techniques ; il est inutile d'insister davantage à leur égard dans ce livre, car une discussion complète n'est point ici en sa place. Les paragraphes qui suivent exposent la manière suivant laquelle il me semble que l'origine et le développement des feuillets blastodermiques doivent être compris ; leur comparaison avec les données précédentes permettra de connaître, au moins en leur essence, les raisons qui m'ont guidé dans ma façon de comprendre les choses.

## § 2. Fécondation.

I. — La *fécondation* est la conjugaison des deux cellules sexuelles, de l'ovule et du spermatozoïde ; cet acte a pour effet de transformer l'ovule en *oospore*, c'est-à-dire en un élément capable de se partager en cellules, et de poursuivre cette évolution jusqu'à atteindre une structure semblable à celle des générateurs qui ont produit les germes initiaux.

La fécondation est une fusion complète des deux corps mis en présence ; elle ne nécessite que ces deux corps et jamais davantage. Le protoplasme de l'un se confond avec celui de l'autre, et le noyau du premier avec celui du second ; l'apport en protoplasme donné par le spermatozoïde est insi-

gnifiant d'ordinaire ; le rôle le plus important est dévolu à son noyau, qui va s'unir à celui de l'ovule. L'oospore est donc en réalité une cellule double, puisqu'elle possède deux noyaux au moment même où la fécondation s'effectue ; mais, comme ces derniers finissent par se souder, la valeur double disparaît, et l'oospore se convertit en un élément simple.

On considère parfois la fécondation comme répondant à une pénétration de l'ovule par le spermatozoïde. Cette opinion n'est pas tout à fait exacte. Au moment où l'ovocyte, ayant rejeté ses deux cellules polaires, s'est transformé en ovule véritable, il possède encore un vitellus abondant ; son noyau quitte la région périphérique d'où les cellules polaires se sont dégagées, et retourne dans la zone centrale de l'élément femelle ; on donne à ce noyau de l'ovule, plus petit que celui de l'ovocyte, puisqu'il est diminué de la substance nucléaire affectée aux cellules polaires, le nom de *pronucléus femelle*, qu'il convient de modifier en celui de *prénoyau femelle*. Le spermatozoïde arrive alors au contact de l'ovule ; son protoplasme, fort exigü, se confond avec le vitellus ovulaire ; mais son noyau est obligé de parcourir un certain espace, de pénétrer dans l'intérieur même du vitellus et d'en traverser une partie, pour parvenir jusqu'au prénoyau femelle ; la pénétration effectuée par le spermatozoïde se réduit donc à celle de son noyau. Ce dernier, nommé *prénoyau mâle*, touche enfin le *prénoyau femelle* et s'unit avec lui : la fécondation est alors opérée. Cet acte correspond, dans son ensemble, à une conjugaison entre cellules de tailles inégales et de formes différentes.

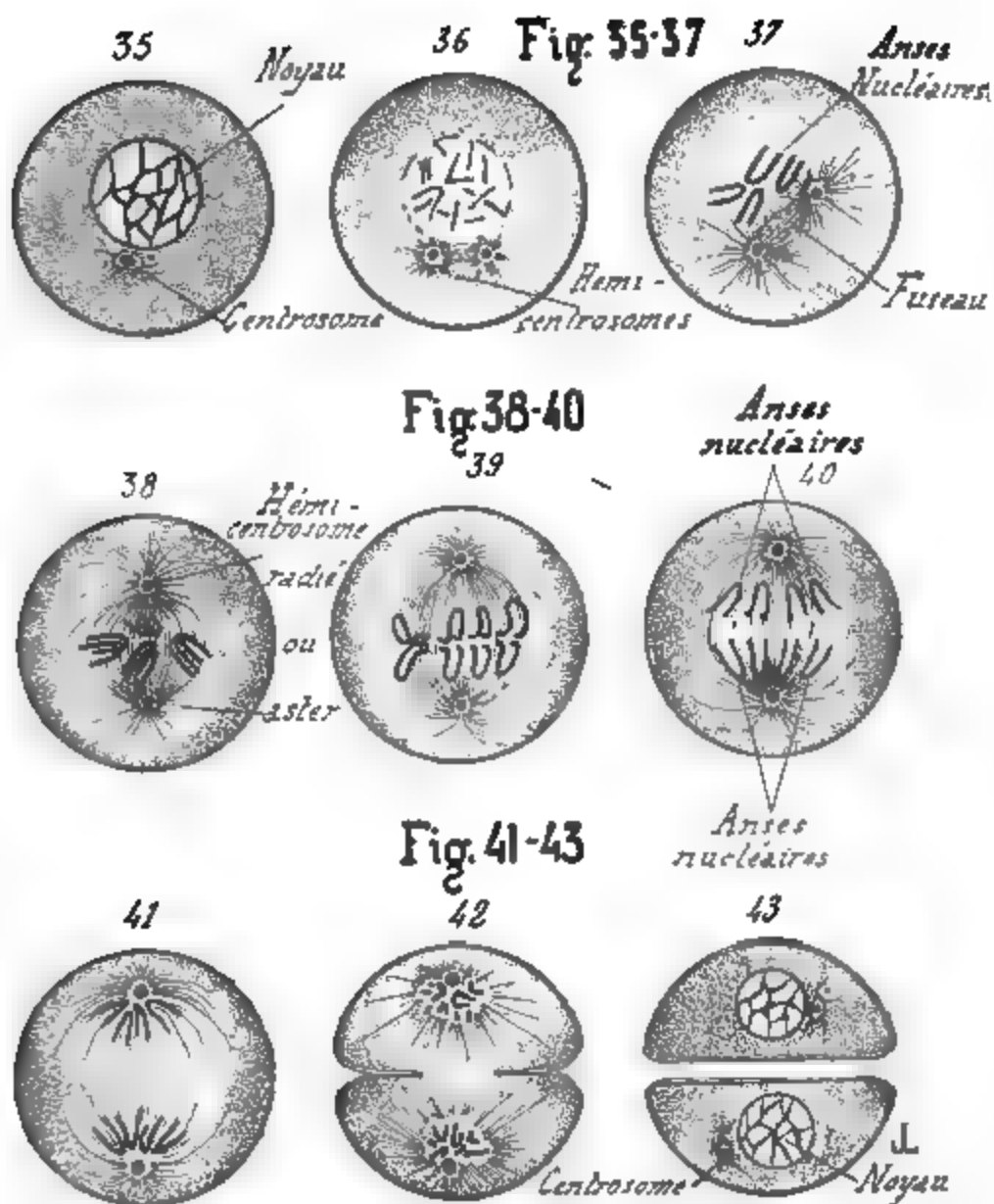
Plusieurs phénomènes se manifestent dans la fécondation : d'abord, les faits intimes de la coalescence de l'élément mâle et de l'élément femelle ; ensuite, les circonstances accessoires qui permettent à la fécondation de s'opérer et la facilitent. — Il est inutile d'insister sur ce fait, qu'un ovule émis par un générateur appartenant à une espèce déterminée n'est guère fécondable que par un spermatozoïde venant d'un générateur de même espèce ; une certaine tolérance existe bien

à cet égard, mais fort restreinte et ne dépassant pas des limites étroites. L'étude de cette question est liée, du reste, à la notion de l'espèce.

II. — Afin de bien concevoir la nature et la valeur des phénomènes intimes de la fécondation, il faut se représenter au préalable la structure générale des cellules et leurs procédés de division.

Une cellule se compose d'une masse protoplasmique contenant un noyau, plus un ou deux petits corps comparables à des noyaux accessoires, et désignés assez souvent par l'expression de *centrosomes*. La substance de chaque centrosome est constituée par un nodule central et une enveloppe périphérique. Celle du noyau est plus complexe ; limité par une membrane, cet élément est formé par un ou plusieurs filaments d'une matière vivante, le *nucléoplasme*, longs et enroulés sur eux-mêmes en un peloton irrégulier. Une partie du nucléoplasme se laisse teinter par les réactifs colorants employés dans les études histologiques : c'est la *chromatine* ; l'autre, l'*achromatine*, reste incolore. Le produit chromatique, qui permet la coloration, ne reste pas toujours, semble-t-il, à la même place ; il est capable de se transporter dans les filaments, de manière à transformer une zone de chromatine en achromatine, et réciproquement.

Cette structure ne varie pas durant les périodes inactives sous le rapport de la division cellulaire ; elle subit de grandes modifications au moment où les phénomènes de scission s'effectuent, et les changements considérables qui se manifestent dans la forme des éléments de la cellule ont valu à l'ensemble de ces faits le nom de *Karyokinèse*. Les diverses parties du noyau et du centrosome se déplacent, en effet, et se meuvent dans le protoplasme de manière à partager ce dernier en deux segments. L'expression de *division indirecte* est encore employée pour désigner ces faits, par opposition à celle de *division directe*, dont on se sert pour indiquer une scission faite sans aucun changement d'aspect du noyau ; ce



**Fig. 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43.** — Tableau exprimant, sous la forme de diagrammes, les phases successives de la karyokinèse ou division cellulaire indirecte, telle qu'elle résulte des observations les plus récentes. — En 35, cellule au repos. En 36, division du centrosome en deux hémi-centrosomes et du peloton nucléaire en bâtonnets. En 37, début de l'écartement des hémi-centrosomes et de la genèse du fuseau, incurvation des bâtonnets nucléaires pour former des anses primaires. — En 38, début de l'état nommé dyaster ou amphiaster ; les hémi-centrosomes sont diamétralement opposés, et les anses primaires du noyau se divisent suivant leur longueur en deux anses secondaires emboîtées. En 39, suite de l'état amphiaster ; les deux anses secondaires de même provenance s'écartent l'une de l'autre, et cela en même temps pour toutes. — En 40, fin de l'état amphiaster ; l'écartement des anses secondaires est plus prononcé. — En 41, toutes les anses secondaires du même côté sont juxtaposées à l'hémi-centrosome correspondant. En 42, les anses secondaires commencent à perdre leur forme et à s'unir les unes aux autres ; un début de scission se manifeste dans le protoplasme, dans le plan où s'est manifesté l'écartement des anses secondaires. En 43, scission achevée, le noyau et l'hémi-centrosome, devenu le centrosome de la cellule fille, retournent à l'état de repos.

Tous les phénomènes de la karyokinèse se groupent en trois périodes : première période ou de préparation, comprenant les figures 35, 36, 37 ; seconde période ou d'état, comprenant les figures 38, 39, 40 ; troisième période ou de terminaison, comprenant les figures 41, 42, 43.



dernier procédé, que l'on croyait autrefois très répandu, est au contraire fort rare.

La segmentation cellulaire est précédée et dirigée sans doute par le centrosome. Le nodule de celui-ci se coupe en deux, et son enveloppe se partage en un certain nombre de petits bâtonnets ou *bâtonnets primaires* ; chacun de ces derniers se scinde ensuite, suivant son axe longitudinal, en deux *bâtonnets secondaires* ; puis, tous les bâtonnets secondaires se rassemblent en deux groupes, dont le premier se joint à l'un des demi-nodules, et le second à l'autre moitié ; finalement, le centrosome s'est ainsi converti en deux corps complexes. Chacun d'eux se place non loin du noyau, et dans une situation diamétralement opposée à celle de son correspondant ; chaque demi-nodule se dispose au milieu des bâtonnets, et ceux-ci, en s'allongeant et s'amincissant à mesure, pénètrent dans le protoplasme de la cellule entière et dans le noyau. La cellule contient deux de ces corps ; les bâtonnets qui s'irradient dans le protoplasme rappellent par leur aspect les rayons d'une roue, et ceux qui entrent dans le noyau s'unissent à ceux de même nature qui proviennent de l'autre centrosome pour former avec eux une plaque en forme de fuseau. Celle-ci, produite par les centrosomes et constituée par leur substance achromatique, est le *fuseau nucléaire* ; les deux groupes de filaments qui traversent le protoplasme sont nommés les *asters*. Comme il existe deux centrosomes, dont chacun fournit la moitié du fuseau nucléaire et un aster, la cellule contient, à cette phase de sa segmentation, deux asters diamétralement opposés et situés de part et d'autre du noyau ; cette disposition est caractérisée par les termes *dyaster* et *amphiaster* que l'on emploie assez fréquemment pour la désigner.

Entre temps, le noyau subit des modifications profondes. Sa membrane disparaît, et, au moment où se façonne le fuseau nucléaire, les filaments de nucléoplasme se partagent également en bâtonnets. Ces derniers sont principalement constitués par de la chromatine, la substance achromatique

paraissant se joindre aux asters et au fuseau ; ils se recourbent souvent en anses ou en crochets comparables à des V majuscules ; chaque crochet est une *anse primaire*. Ensuite, chacune des anses primaires se scinde longitudinalement en deux *anses secondaires*, emboîtées l'une dans l'autre ; les phénomènes offerts par le noyau sont donc comparables en tout à ceux que présente le centrosome. Les deux anses secondaires de chaque anse primaire s'écartent l'une de l'autre, et cela pour toutes les anses primaires en même temps ; deux groupes d'anses secondaires s'établissent ainsi, d'abord très voisines, et s'éloignant progressivement. Chacun des groupes suit les filaments du fuseau nucléaire et se rapproche du nodule appartenant à l'aster le plus voisin ; et, au moment où ce déplacement s'achève, chaque aster se compose d'un nodule central, de bâtonnets radiaires et d'anses secondaires.

Le protoplasme de la cellule se divise ensuite d'après un plan perpendiculaire à la ligne droite joignant les nodules des asters, plan qui coupe également le fuseau nucléaire en deux segments. Chacune des deux parties protoplasmiques contient un aster accompagné des anses secondaires qui sont venues se placer à côté de lui. Ces anses se réunissent en un peloton qui s'organise à son tour en un noyau ; les filaments de l'aster se rétractent, et se joignent au nodule pour composer avec lui un nouveau centrosome ; et, par là, chacune de ces moitiés cellulaires se trouve convertie en cellule complète, munie de son noyau et de son centrosome. — Parfois, semble-t-il, ce dernier élément n'attend pas le moment précis de la bipartition de la cellule pour se scinder en deux ; il procède à cette opération dès que la jeune cellule se constitue, de telle sorte que celle-ci renferme deux centrosomes, et non un seul. Les centrosomes sont encore désignés par certains auteurs, tantôt par l'expression de *noyaux accessoires*, tantôt par celle de *sphères attractives*.

Comme on le voit par cet exposé, la fonction la plus importante dans la division cellulaire est dévolue aux centrosomes ; ce sont eux qui amènent cette division et la dirigent.

En tant que cellules, les ovules et les spermatozoïdes sont pourvus de centrosomes ; l'ovule en contient un nommé *ovocentre* par Hermann Fol ; celui de l'élément mâle est désigné par celui de *spermocentre*. Ces deux corps existent également, d'après les recherches de Guignard, dans les produits reproducteurs des végétaux ; ils jouent, comme les indications précédentes le font pressentir, un rôle prépondérant dans la fécondation, rôle qui n'a été connu que dans ces derniers temps.

Au moment où le spermatozoïde s'unit à l'ovule, le noyau de ce dernier, soit le *prénoyau femelle*, est converti en anses chromatiques, et son centrosome ou ovocentre se divise en deux parties, les *demi-ovocentres*. Le protoplasme du spermatozoïde s'unit au vitellus, et son noyau, ou *prénoyau mâle*, pénètre dans ce même vitellus pour aller à la rencontre du prénoyau femelle ; ce faisant, il se résout en anses chromatiques dont le nombre est égal à celui offert par le noyau de l'ovule. Le centrosome mâle, ou spermocentre, se partage également en deux *demi-spermocentres*. Les demi-ovocentres s'éloignent l'un de l'autre, et les demi-spermocentres agissent de même ; ce déplacement a pour effet de faire rencontrer chaque demi-ovocentre avec un demi-spermocentre, et ces deux corps se fusionnent en un seul tout, le *centrosome définitif* ; comme il existe deux des premiers et deux des seconds, deux centrosomes définitifs prennent ainsi naissance, dont chacun contient une partie mâle et une partie femelle. Les prénoyaux se rapprochent peu à peu jusqu'à se toucher ; lorsque ce moment est arrivé, les anses de l'un se mêlent à celles de l'autre, mais sans se fusionner intimement ; elles se bornent à s'entrelacer. Il n'en est pas moins vrai que, par cette union, les deux prénoyaux ne constituent plus qu'un seul corps, le *noyau définitif*, qui contient, en *quantité égale*, un nucléoplasme mâle et un nucléoplasme femelle. La fécondation est alors opérée ; l'ovule est converti en oospore, qui va se segmenter suivant les procédés habituels pour engendrer les blastomères.

Il résulte de cette série de phénomènes que l'oospore con-

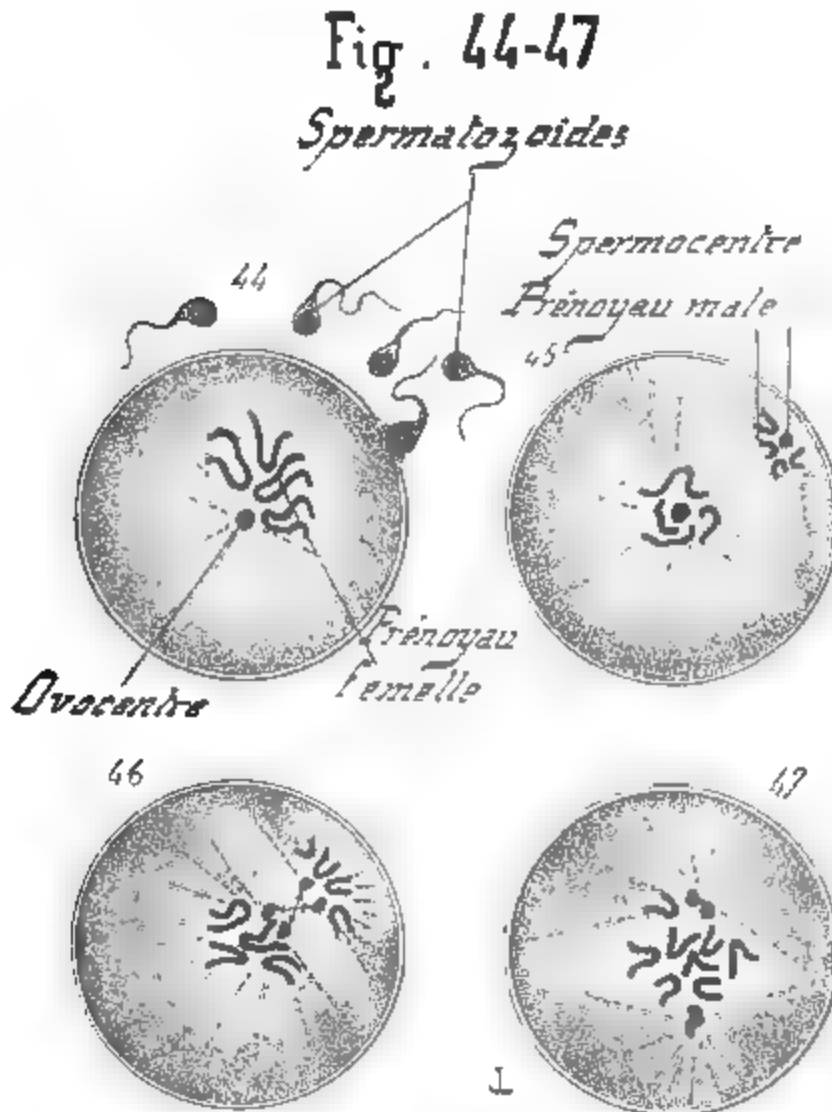


Fig. 44, 45, 46, 47. — Tableau exprimant, sous la forme de diagrammes, les phases successives de la fécondation, telles qu'elles résultent des observations les plus récentes. — En 44, ovule avec son noyau ou *prénoyau femelle*, et son centrosome ou *ovocentre*; des spermatozoïdes s'approchent de lui. En 45, pénétration d'un spermatozoïde, dont le noyau, ou *prénoyau mâle*, se résout en anses; son centrosome a reçu le nom particulier de *spermocentre*. En 46, rapprochement du prénoyau mâle et du prénoyau femelle, division du spermocentre en deux hémicentrosomes, et division semblable de l'ovocentre en deux autres hémicentrosomes. En 47, mélange des anses nucléaires du prénoyau mâle et du prénoyau femelle, fusion deux à deux des quatre hémicentrosomes (qui dérivent de la bipartition de l'ovocentre et du spermocentre) pour former les deux centrosomes de l'oospore ou ovule fécondé.

Les phénomènes de la fécondation se groupent en deux périodes : première période ou de *pénétration*, comprenant les figures 44 et 45 ; seconde période ou de *jonction*, comprenant les figures 46 et 47.

lient un noyau formé par la jonction d'une partie mâle avec

une partie femelle, et deux centrosomes ayant aussi une même double nature. Puisque cette oospore va produire, par une série de divisions successives, toutes les cellules de l'organisme qui dérive d'elle, chacune de ces dernières renfermera dans son noyau, comme dans son centrosome, une partie d'origine mâle et une partie d'origine femelle ; les deux éléments sexuels établissent par là leur influence sur les êtres qui dérivent d'eux.

Au moment où l'oospore va se segmenter pour la première fois, son noyau se compose des anses du prénoyau femelle augmentées des anses du prénoyau mâle ; comme les unes et les autres sont en nombre égal, le chiffre des anses primaires du noyau de l'oospore est double de celui des anses du prénoyau femelle de l'ovule. Chaque anse primaire va ensuite fournir deux anses secondaires ; il résulte de là que chacune des deux cellules qui proviennent de l'oospore par sa division renferme un nombre d'anses égal à celui offert par l'oospore elle-même, c'est-à-dire au double de celui de l'ovule. Les anses secondaires de ces deux cellules deviennent primaires à leur tour lors de la division des éléments qui les possèdent ; comme elles se dédoublent encore, les quatre blastomères qui découlent de ces deux cellules contiennent, tout comme ces dernières, autant d'anses chromatiques que le noyau de l'oospore, soit deux fois plus que le prénoyau femelle ou que le prénoyau mâle. Le même fait se présente dans toutes les bipartitions ultérieures ; et, en définitive, les cellules de l'organisme engendré renferment deux fois plus d'anses nucléaires que l'ovule ou le spermatozoïde dont ils dérivent. On comprend donc que si ces éléments sexuels comportaient eux-mêmes autant d'anses que les autres cellules du générateur qui les produit, le nombre des anses cellulaires devrait doubler de génération en génération. La chose ne se manifeste pas cependant, car, au moment où les éléments sexuels se dégagent des masses cellulaires dans lesquelles ils prennent naissance, le nombre de leurs anses chromatiques diminue de moitié, et cela dans toutes les gé-

nération. Partant, le spermatozoïde contient moitié moins d'anses que les spermatogonies et les autres cellules du générateur; de même pour l'ovule, et lorsque celui-ci s'unit à celui-là, ce sont deux demi-noyaux qui se fusionnent pour en faire un complet, et non deux noyaux entiers pour en former un autre muni d'une double quantité de bâtonnets chromatiques.

Ces phénomènes ont été trouvés chez les végétaux, et dé-

Fig. 48-49



Fig. 48, 49 — *Phénomènes karyokinetiques consécutifs à la fécondation.* — En 48, ovule fécondé ou oospore, bipartition des anses primaires en anses secondaires; centrosomes diamétralement opposés; l'oospore est ici à la phase amphiasier, c'est-à-dire dans la période d'état de la karyokinèse. En 49, période de terminaison de la karyokinèse; les anses secondaires se groupent en deux amas qui s'écartent l'un de l'autre pour se rapprocher du centrosome correspondant; le protoplasme commence à se diviser.

crits par Guignard avec beaucoup de précision; ils se manifestent brusquement au moment de la division en tétrades des cellules mères polliniques, et de celle qui, dans le sac embryonnaire, aboutit à la genèse de l'oosphère et des synergides. Les faits sont moins connus pour les animaux, surtout en ce qui touche les spermatozoïdes, à cause de leur petitesse extrême. Faut-il accorder une grande importance à cette particularité de la diminution en nombre des anses chromatiques? Il est certainement curieux de toujours trouver d'ordinaire, à l'instant même de la genèse, des éléments sexuels définitifs, et cela aussi bien chez les végétaux que

chez les animaux, deux bipartitions successives et rapides concordant avec la réduction de la substance chromatique. L'un est-il un effet de l'autre, ou s'agit-il seulement d'une simple connexité de phénomènes de nature différente? Les faits acquis ne permettent pas de se prononcer encore.

III. — Les phénomènes accessoires de la fécondation peuvent être rassemblés, suivant leur ordre chronologique, en deux groupes, dont le premier comprend ceux d'entre eux qui précèdent la fécondation, et le second ceux qui la suivent.

Les faits appartenant au premier groupe sont destinés à faciliter l'acte fécondateur. Dans le cas des animaux aquatiques, les spermatozoïdes sont le plus souvent déversés dans l'eau, et parfois même, mais plus rarement, il en est ainsi pour les ovules, cette fécondation est dite *externe*. Si les ovules sont conservés par le générateur dans une partie de son corps où les spermatozoïdes puissent aller, ou bien si, et la chose existe chez la plupart des animaux terrestres et chez divers animaux aquatiques dont l'organisation est élevée, les organes mâles sont pourvus d'appareils destinés à faire pénétrer les spermatozoïdes dans les organes femelles, la fécondation est *interne*. Le dernier mode de fécondation interne, caractérisée par l'emploi d'appareils servant à conduire les éléments mâles dans l'intérieur même des organes femelles, porte le nom de *copulation*.

Dans le cas de fécondation externe, les ovules fécondés ou oospores restent libres et se développent dans l'eau en embryons. La fécondation interne, par contre, ne comporte pas des conséquences toutes semblables. Tantôt les oospores sont rejetées au dehors tout de suite après la fécondation, et ce procédé est désigné par l'expression d'*oviparité*; et tantôt les oospores se développent dans le corps du générateur, produisent leurs embryons, qui sont expulsés alors que leur évolution est déjà bien avancée : le terme de *viviparité* est employé pour caractériser ce nouvel état de choses. On se sert parfois du mot d'*ovoviparité* pour désigner un procédé

de viviparité présenté par des animaux dont les œufs sont fort gros et éclosent dans le corps même de la mère; telles sont, par exemple, les *Vipères* parmi les Reptiles, ces derniers étant tous ovipares. Cette ovoviparité est en somme une viviparité réelle, car la taille des ovules et les affinités des générateurs ne donnent aucune signification particulière aux circonstances qui entourent le développement des embryons.

Comme la digression relative à l'ovoviparité le dénote déjà, il existe, et souvent chez des animaux fort voisins, appartenant au même ordre ou à la même classe, de nombreuses transitions ménagées qui relient l'oviparité à la viviparité; ces transitions s'étagent d'après les dates d'expulsion des embryons qui, tantôt sont rejetés peu après la fécondation, tantôt le sont lorsque leur développement est terminé, et tantôt durant les phases intermédiaires.

### § 3. Segmentation.

I. — La segmentation ovulaire est directement placée sous la dépendance de la teneur en deutolécithe; et, comme cette dernière est sujette à variations, il s'ensuit que la segmentation ne s'effectue pas de la même façon dans les œufs de tous les animaux.

Les œufs contiennent toujours des granulations vitellines, c'est-à-dire des aliments de réserve; seulement, tantôt ces granules sont peu nombreux et espacés, tantôt fort abondants et serrés les uns contre les autres. Dans le premier cas, les granulations sont réparties dans la masse entière de l'œuf ou peu s'en faut. Deux modes se présentent dans le second cas; ou bien les granules sont également répandus dans le protoplasme ovulaire, et alors, sauf le nombre de ces derniers, l'aspect général de l'ovule concorde avec celui offert dans le premier type; ou bien les granulations vitellines existent seulement dans une partie de l'œuf, l'autre partie, de beaucoup la plus petite d'ordinaire, étant constituée seule-



ment par du vitellus évolutif ou blastolécithe. — Ces trois formes ne sont pas tellement séparées que les œufs de tous les animaux ne puissent rentrer dans l'une d'elles; elles sont reliées les unes aux autres par des intermédiaires nombreux, et on doit les considérer comme des points de repère permettant de se reconnaître parmi les innombrables variétés constatées.

Les œufs appartenant au premier type, et caractérisés par leur pauvreté en granules vitellins, seront nommés *alécithes* par cela même. Les œufs du second type, qui possèdent un amas considérable de granulations vitellines, mais réparties également dans l'œuf entier, sont dits *panlécithes*, puisque toutes les portions de l'ovule contiennent de ces éléments. Enfin, dans le troisième type, les grains vitellins étant situés dans une région déterminée de l'ovule, le nom de *télolécithes* sera donné aux ovules offrant cette particularité. L'un des chapitres précédents, consacré à l'étude des éléments sexuels, renferme quelques indications succinctes sur la structure du vitellus. Le vitellus ovulaire se compose de deux parties, le blastolécithe et le deutolécithe, le vitellus évolutif et le vitellus nutritif; celui-là, presque dépourvu d'éléments vitellins, sert à former directement les cellules de l'embryon; celui-ci, qui contient les granulations, est absorbé par le précédent et lui sert d'aliment. On emploie d'habitude, dans les études d'embryologie, les expressions : œufs « pauvres en deutolécithe » et œufs « riches en deutolécithe ». Le premier terme s'applique aux ovules alécithes seuls et exprime leur défaut de granules vitellins. Le sens du second varie suivant qu'on le donne à des ovules panlécithes ou à des ovules télolécithes; dans ce dernier cas, il répond à une réalité, car l'abondant deutolécithe est séparé et distinct du vitellus évolutif. Par contre, dans l'autre, sa valeur est toute subjective, puisque, les grains du vitellus étant répandus dans l'œuf entier, le deutolécithe est confondu avec le blastolécithe. Dire d'un œuf panlécithe qu'il est riche en vitellus nutritif explique seulement qu'il contient un grand nombre

de granulations vitellines, et non pas qu'il porte un deutolécithe volumineux et séparé du vitellus évolutif.

L'œuf alécithe est généralement, à cause de sa nature spéciale, petit et transparent ; tel est, par exemple, parmi les VERTÉBRÉS, l'ovule de la plupart des *Mammifères* et celui de l'*Amphioxus* ; tel est encore l'ovule de presque tous les *Tuniciers*. Les œufs panlécithes, contenant en eux-mêmes des granulations vitellines qui augmentent leur masse, sont plus volumineux d'ordinaire. Assez souvent, pendant que la segmentation s'effectue, la répartition des granules cesse d'être égale, car ceux-ci s'accumulent de préférence dans les blastomères internes. Ce dernier phénomène est très accentué chez la plupart des ARTHROPODES ; aussi, à cause de cette particularité, a-t-on donné à leurs œufs le nom de *centrolécithes*. Enfin, comme on le sait déjà, les œufs télolécithes sont divisés en deux parties : l'une petite et constituée par du blastolécithe presque seul, l'autre volumineuse et formée par le deutolécithe ; la première est souvent désignée par l'expression de *cicatricule*. Celle-ci se segmente seule dans les véritables ovules télolécithes ; elle se divise en un certain nombre de cellules, dont les unes restent en place pour engendrer les tissus et les organes de l'embryon, et dont les autres se disposent à la surface du deutolécithe pour l'entourer et lui fournir une enveloppe. Parfois, ces deux sortes d'éléments contribuent de même à produire les appareils du nouvel être ; le plus souvent, ce rôle est réservé à ceux d'entre eux qui sont situés sur l'emplacement occupé autrefois par la cicatricule ; dans les deux cas, le deutolécithe est absorbé peu à peu par eux, et sert à les nourrir. Les œufs des *Oiseaux* et des *Reptiles* sont d'excellents exemples d'ovules télolécithes ; ceux de la plupart des *Amphibiens* et des *Arthropodes* d'ovules panlécithes. D'une manière générale et toutes choses égales d'ailleurs, la quantité de vitellus nutritif contenue dans un ovule panlécithe est moindre que celle possédée par un ovule télolécithe. Les expressions *centrolécithes*, *alécithes*, *télolécithes* sont dues à Balfour.

II. — De même que pour la manière d'être des ovules sous le rapport de leur richesse en deutolécithe, il est impossible d'établir une classification précise des modes de segmentation, tellement la diversité est grande à cet égard. Il est tout au plus permis de se rapporter à quelques types

Fig. 50-55

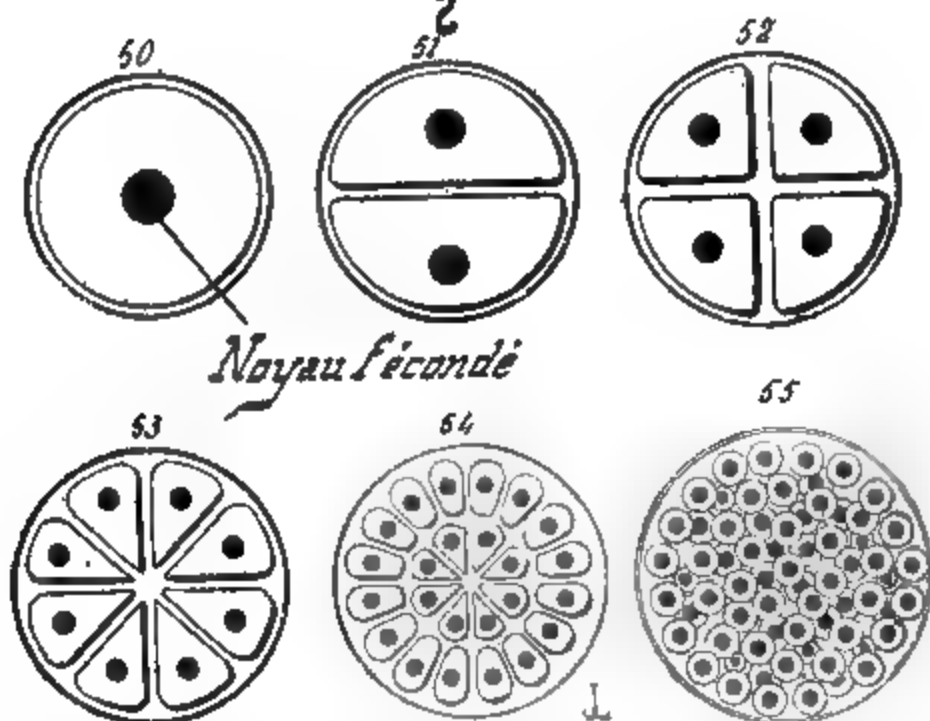


Fig. 50, 51, 52, 53, 54, 55. — Tableau exprimant, d'une manière schématique et sur des coupes médianes, les phases d'une *segmentation totale et égale* aboutissant à une *morule*. — En 50, oospore ou ovule fécondé. En 51, phase à deux blastomères. En 52, phase à quatre blastomères. En 53, phase à seize blastomères, dont les huit répartis sur les grands cercles sont seuls compris dans le plan de la coupe. En 54, phase plus avancée avec blastomères internes. En 55, morule représentée en diagramme et sur une coupe ; comparer à la figure 29, p. 84, qui montre le relief d'une morule.

principaux choisis comme autant de points de repère ; mais il faut bien concevoir que ces types sont reliés les uns aux autres par de nombreuses transitions. Il est nécessaire d'avoir sans cesse présente à l'esprit cette notion que, le deutolécithe étant incapable de se scinder par lui-même lorsqu'il contient trop de granules, la manière suivant laquelle l'œuf se seg-

mente dépend étroitement de la quantité et de la situation de ce vitellus nutritif.

La segmentation est *totale* ou *partielle*. Dans le premier cas, l'ovule entier se divise, et seulement une partie de lui dans le second. Les œufs à segmentation totale sont encore nommés, on l'a vu dans le chapitre précédent, *holoblastiques*, et les autres sont dits *méroblastiques*; ces derniers corres-

Fig. 56-57

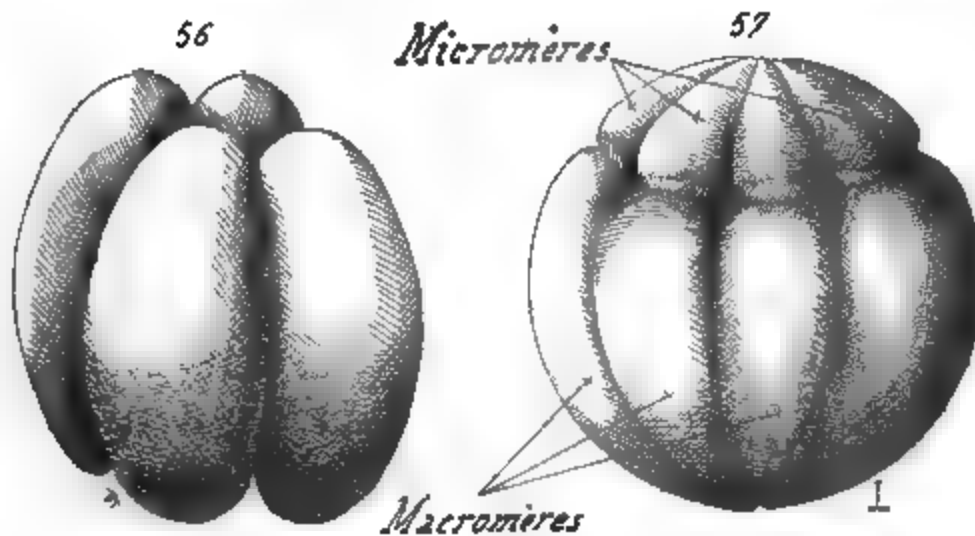


Fig. 56, 57. — Segmentation totale, d'abord égale, puis inégale, comme l'est celle de la Grenouille; dessins en relief. — En 56, phase à quatre blastomères égaux. En 57, phase à seize blastomères inégaux; les petits blastomères sont nommés des micromères et les gros des macromères.

pondent, pour la plupart, aux ovules télolécithes, puisque le vitellus évolutif se partage seul en cellules; les premiers comprennent les ovules alécithes et panlécithes.

La segmentation totale est tantôt égale et tantôt inégale. La segmentation est égale, lorsque les blastomères se ressemblent tous par la taille; elle est inégale, si les blastomères diffèrent entre eux sous ce rapport. Dans ce dernier cas, parmi ces blastomères, les uns sont gros et les autres petits; ceux-ci se portent généralement en dehors des autres; ceux-là restent internes, se divisent souvent avec moins de rapidité que les précédents, et accumulent en eux-mêmes la plus grande

part du deutolécithe. Il résulte de ce fait que les gros éléments riches en vitellus nutritif constituent le protodermes, c'est-à-dire le feuillet blastodermique interne, et que les petites cellules périphériques composent le protectodermes. Deux exemples caractéristiques de la segmentation totale sont offerts par certains VERTÉBRÉS, et sont devenus classiques : l'œuf de l'*Amphioxus* présente une segmentation totale et

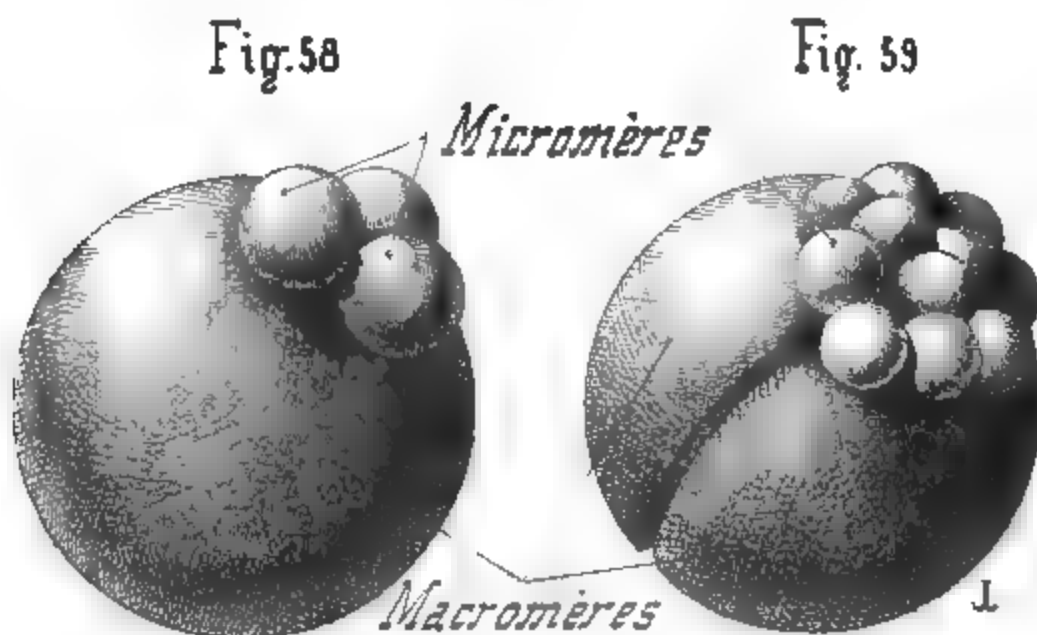


Fig. 58, 59. — Segmentation totale et constamment inégale. — En 58, phase à quatre blastomères, dont trois micromères ou petits blastomères, et un macromère ou gros blastomère. En 59, phase à treize blastomères, dont deux macromères et onze micromères.

égale, et celui de la *Grenouille* montre une segmentation totale et inégale.

Deux cas secondaires se présentent parmi les divisions inégales : ou bien la différence de taille des blastomères apparaît tardivement, ou bien elle se manifeste dès la première scission de l'oospore en deux éléments cellulaires. L'œuf de la *Grenouille* appartient au premier mode ; il se partage d'abord en deux blastomères égaux, qui se scindent aussi en deux autres fragments égaux ; alors seulement s'indique la dissemblance, car chacune de ces quatre cellules se divise en deux segments inégaux, dont l'un est environ deux fois

plus gros que l'autre, et cette inégalité va toujours, par la suite, en s'accroissant. Par contre, la segmentation inégale et précoce se caractérise par ce fait que les deux premiers blastomères issus de l'oospore diffèrent de taille ; le plus gros d'entre eux contient presque tout le vitellus nutritif, et le plus petit se trouve constitué par le blastolécithe seul ; un grand nombre d'ovules de MOLLUSQUES, *Gastéropodes* et *Lamellibranches*, présentent ce procédé. Un tel mode de division n'existe d'ordinaire que dans le cas où le deutolécithe est déjà bien abondant ; il constitue une transition vers la segmentation partielle. La première bipartition de l'œuf a, en effet, pour résultat de scinder sa substance en vitellus nutritif et vitellus évolutif. Si le but atteint était encore un peu plus précoce, s'il se montrait avant la première scission, l'ovule serait méroblastique, puisque son blastolécithe ne se confondrait pas avec son deutolécithe.

Les ovules centrolécithes de la plupart des *Crustacés* offrent une segmentation totale qui se transforme ensuite en une segmentation partielle ; ils effectuent ainsi, et par un autre moyen que les œufs à division inégale précoce, un passage de l'une vers l'autre. La segmentation intéresse d'abord l'œuf entier et a pour effet de le partager en blastomères coniques, dont les sommets convergent tous vers le centre de l'œuf ; le vitellus nutritif s'accumule, par la suite, dans les régions internes de ces blastomères, et le blastolécithe dans les zones extérieures. Finalement, l'un se sépare de l'autre ; les éléments externes à blastolécithe continuent à se multiplier, tandis que les internes se soudent les uns avec les autres et se fusionnent en un volumineux amas vitellin. Le résultat est donc semblable à celui qui serait advenu par l'action d'une division partielle, bien que la segmentation première ait été totale.

Quoi qu'il en soit et malgré les différences constatées, l'oospore fécondée se partage un certain nombre de fois, et en subissant toutes les modifications nucléaires déjà décrites dans le paragraphe consacré à la karyokinèse. Il se convertit

en un amas de cellules nucléées, les *blastomères*, qui vont se disposer en plusieurs couches ou *feuilletts blastodermiques*. Avant qu'intervienne cette modification, les blastomères n'offrent entre eux que des différences de taille et de situa-

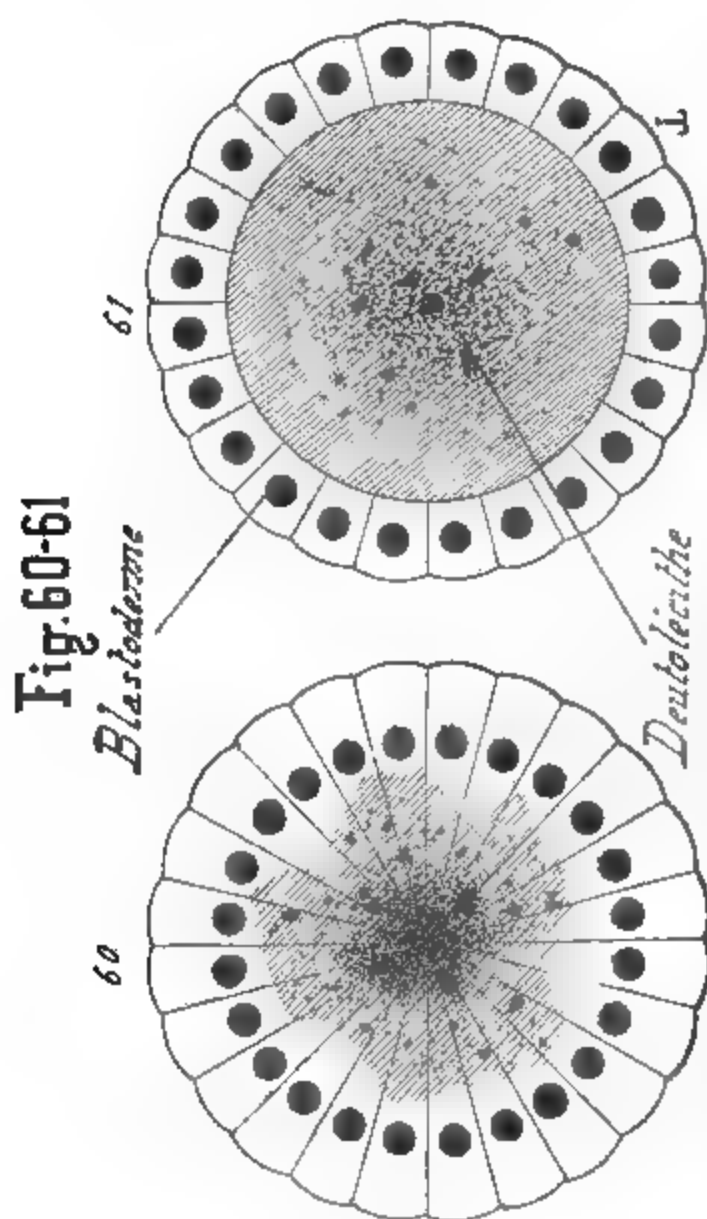


Fig. 60, 61. — Segmentation totale d'un œuf centrolécithé d'*Arthropoda*, comme il en est pour les *Asellus*, les *Astacus*, etc. — En 60, la segmentation est déjà avancée : les blastomères coniques s'irradient autour du centre, leur région interne contient du deutolécithé, dont la position est dénotée par des hachures et des taches, à ces que leur région externe, la zone en blanc, est surmontée par des hachures évolutives. En 61, la segmentation est achevée : l'oospore a été convertie en une *placode directe leucithique* ; les régions à blando neutre, contenant les noyaux, se sont séparées des internes et constituent la *blastoderme* ; les régions internes se sont unies les unes aux autres et confondues pour former une *masse centrale de deutolécithé* ou *vésicule vitelline*. — Ces deux dessins diagrammatiques représentent des coupes médianes.

tion ; leurs contours sont arrondis ou polyédriques ; les feuilletts ne sont pas encore distincts les uns des autres. Le jeune embryon, à cette phase de son existence et au moment où il dérive de l'oospore par sa segmentation, porte le nom

de *morule* ; les éléments qui le constituent sont tassés les uns contre les autres et rappellent assez bien les petites baies

Fig. 62-64

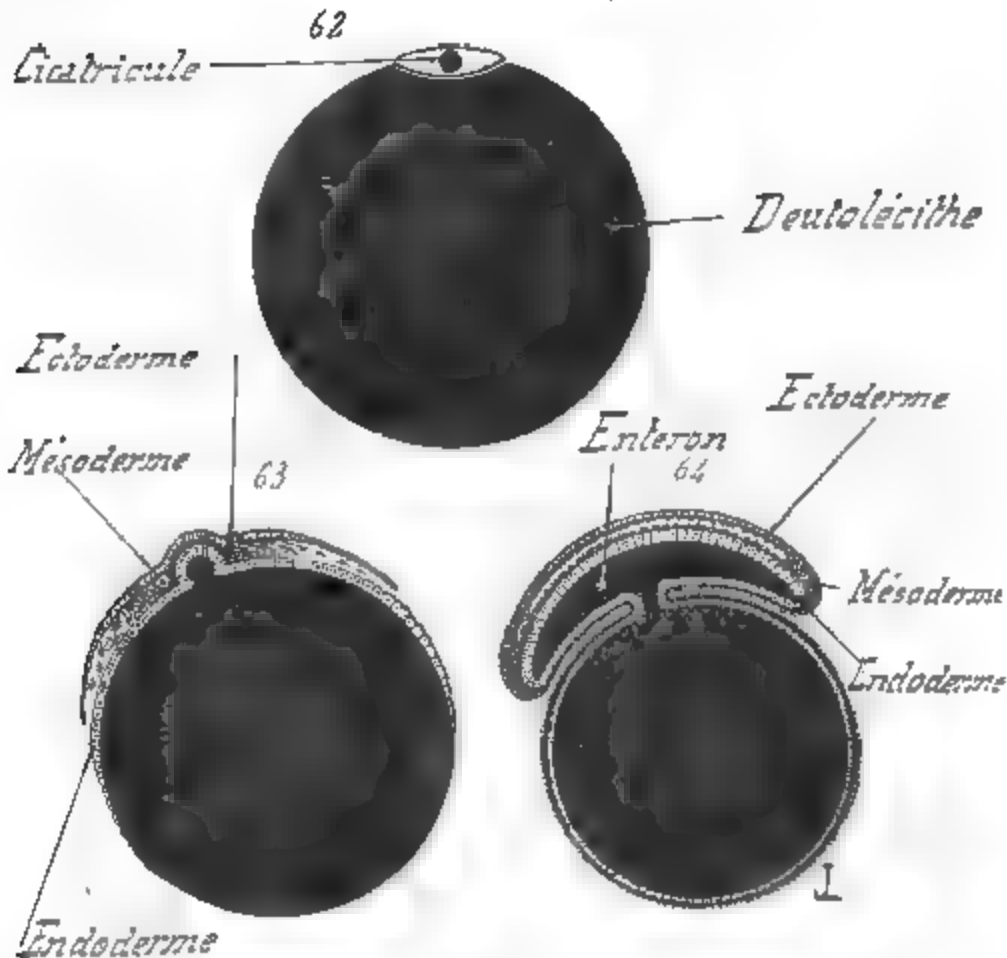


Fig. 62, 63, 64. — *Segmentation partielle aboutissant à une planule indirecte léci-thique*, comme il en est pour les œufs des *Mollusques céphalopodes*, des *Reptiles* ou des *Oiseaux*. En 62, ovule fécondé avec sa cicatricule de blastolécithe, contenant le noyau, et sa volumineuse vésicule vitelline formée de deutolécithe. En 63, segmentation déjà achevée, surtout active dans la région cicatriculaire, et ayant également pour résultat de fournir une enveloppe à la vésicule vitelline ; les trois feuilletts blastodermiques, ectoderme, mésoderme et endoderme, sont déjà indiqués alors que l'enveloppe vitelline n'est pas encore complète. En 64, segmentation terminée ; l'enveloppe vitelline, constituée par les trois feuilletts blastodermiques, est complète, l'embryon, déjà bien ébauché dans la région cicatriculaire, contient un *entéron* qui communique avec la vésicule vitelline et deviendra la cavité digestive.

agglomérées qui composent une framboise ou une mûre : d'où le terme employé pour désigner le tout.



Les œufs à segmentation partielle sont encore dits *méroblastiques*; les divisions qu'ils subissent portent sur une partie de leur substance, sur le vitellus évolutif, et laissent le deutolécithe en dehors d'elles. Il convient de reconnaître deux types parmi ces ovules : les œufs à *cicatricule* et les œufs *sans cicatricule*. Comme ces expressions l'indiquent déjà, le blastolécithe

Fig. 65

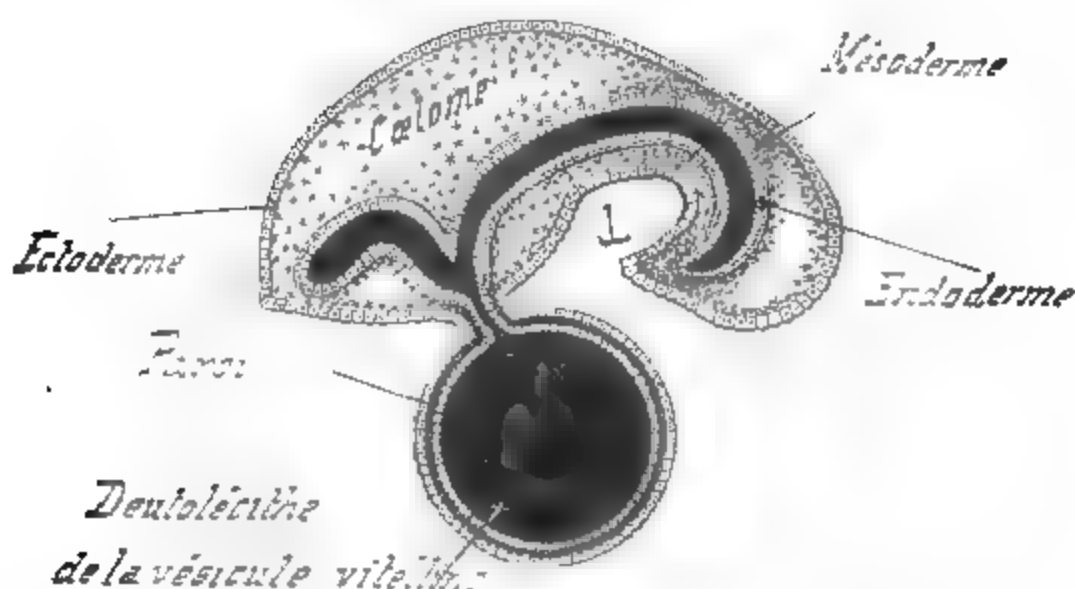
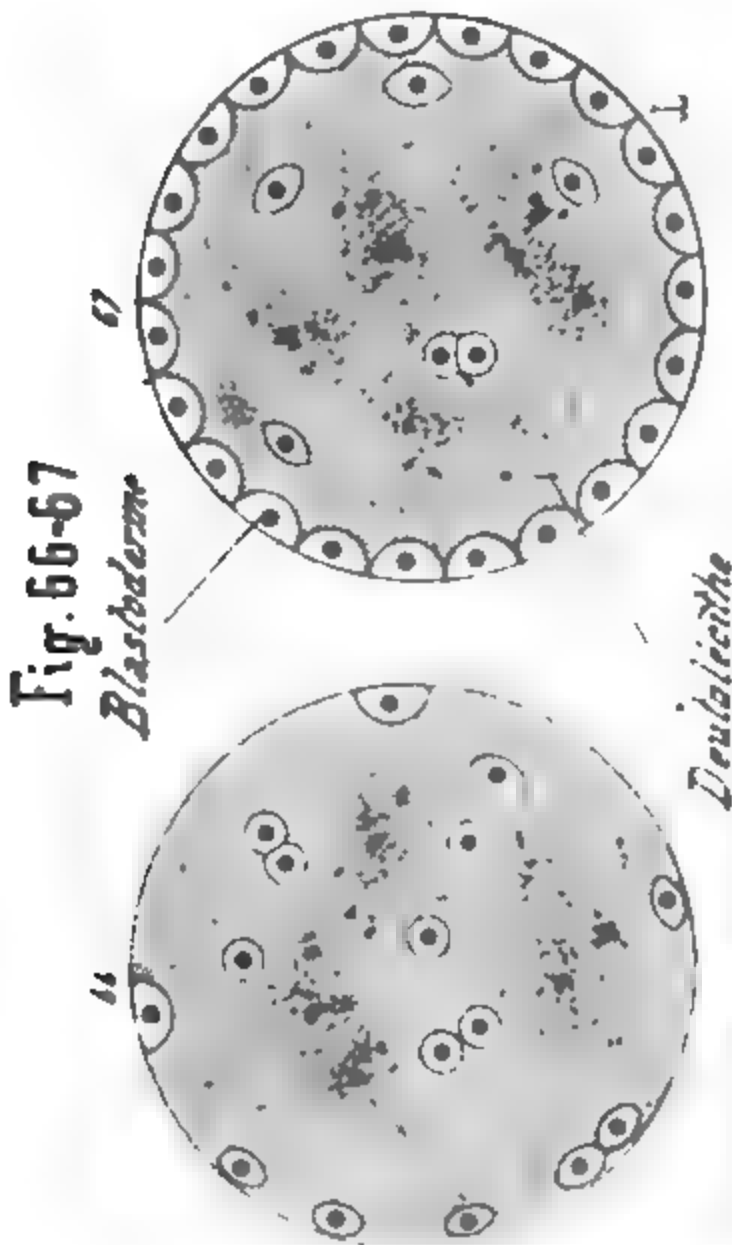


Fig. 65. — Diagramme d'une coupe médiane d'embryon formé suivant le type des planules indirectes léithiques, et déjà bien avancé; comparer à la figure 64 p. 109. — L'embryon est devenu plus grand et sa vésicule vitelline s'est amoindrie; ses feuilletts blastodermiques sont très distincts les uns des autres et le coelome se creuse dans le mésoderme.

cithe des premiers se ramasse en un petit disque superficiel ou cicatricule, alors que rien de semblable n'existe chez les seconds.

Les œufs à cicatricule sont les œufs télolécithes, dont les Oiseaux et les Reptiles fournissent un excellent exemple. Chacun de ces œufs est constitué par un amas considérable de deutolécithe, le jaune de l'œuf portant en un point de la surface une zone exigüe, la *cicatricule*, de vitellus évolutif. Celle-ci se segmente seule; les blastomères qu'elle produit s'accumulent à la place qu'elle occupe et y engendrent les

tissus et les organes de l'embryon ; pourtant, certains d'entre eux ne prennent aucune part à cette genèse et enveloppent le deutolécithe. Lorsque cette évolution est achevée, le petit embryon ébauché se trouve placé à la surface de la masse



sions. Les ovules de plusieurs *Crustacés*, ceux des *Cloportes* notamment, sont encore des exemples d'œufs à segmentation partielle et à cicatricule ; mais, contrairement à ce qu'il en est pour les Oiseaux, les blastomères, tout aussi bien ceux situés à la place de la cicatricule que les autres destinés à envelopper le vitellus nutritif, prennent une part égale à la genèse des organes.

Les œufs à segmentation partielle et sans cicatricule appartiennent spécialement à certains ARTHROPODES terrestres, et notamment à la plupart des *Insectes*. Le blastolécithe est, avant que la segmentation ne s'effectue, répandu dans l'ovule entier, et non ramassé en une cicatricule ; puis il se dépose autour des noyaux qui dérivent du prénoyau femelle fécondé, et s'organise ainsi en amas nucléés, en véritables cellules. Celles-ci traversent ensuite le deutolécithe, qui ne se segmente pas, se portent à la périphérie de ce dernier, et s'y groupent en une couche continue ; cette couche, qui enveloppe le vitellus nutritif où ses éléments ont pris naissance, doit engendrer les tissus et les appareils de l'embryon. Ce procédé, semble-t-il, est une altération de celui offert par les œufs centrolécithes à segmentation totale. Ceux-ci se divisent en blastomères coniques dont la périphérie est occupée par le vitellus évolutif et dont les parties centrales, constituées par du deutolécithe, se fusionnent par la suite ; si l'on suppose qu'une telle division préalable ne se manifeste pas, les éléments à blastolécithe seront obligés de sortir de l'œuf pour devenir périphériques, tout comme il en est pour les *Insectes*. Et ce rapprochement mérite d'autant plus d'être pris en considération que les œufs centrolécithes à segmentation totale appartiennent aussi soit à des Arthropodes, soit à des *Crustacés* ; et que certains *Crustacés*, également plusieurs *Arachnides*, effectuent, sous ce rapport, une transition de l'un à l'autre mode.

Quoi qu'il en soit, que les ovules à segmentation partielle possèdent une cicatricule ou en soient dépourvus, le résultat de la division est le même : le deutolécithe, qui ne se partage

pas en fragments, se trouve enveloppé par les éléments cellulaires qui proviennent du blastolécithe. Le jeune embryon n'est donc pas une morule, contrairement à ce qui en est dans le cas de la segmentation totale ; il correspond à cet état qui sera étudié dans le paragraphe suivant, où il est désigné par le nom de *planule lécithique*. Il convient de remarquer ici que les ovules, dont la segmentation totale est suivie de la fusion des éléments internes constitués par du vitellus nutritif, se convertissent également en planules lécithiques.

Il est permis de grouper en un tableau toutes les notions précédentes, qui ressortiront ainsi plus facilement :

SEGMENTATION TOTALE (Œufs <i>holoblastiques</i> ).	{	Égale (Œufs <i>alécithes</i> ).....	{	Sans fusion centrale (Œufs <i>panlécithes</i> vrais).	{	Tardive. Précoce.	MORULES et PLANULES ALÉCITHIQUES.
SEGMENTATION PARTIELLE (Œufs <i>méroblastiques</i> ).	{	Inégale (Œufs <i>panlécithes</i> ).	{	A fusion centrale (Œufs <i>centrolécithes</i> ). Œufs sans cicatrice (Œufs <i>centro- lécithes</i> des Insectes)..... Œufs à cicatrices (Œufs <i>télolécithes</i> ).....	{		PLANULES LÉCITHIQUES.

Ce tableau résume à grands traits les plus importantes des particularités offertes par les ovules dans leur segmentation, et les relations de chaque mode avec la teneur du vitellus en deutolécithe. On suit, en effet, et d'une manière parallèle, deux séries, dont l'une va des œufs alécithes aux œufs télolécithes, et dont l'autre s'étend de la segmentation totale et égale à la segmentation partielle des œufs munis d'une cicatrice.

Il ne faut point perdre de vue, cependant, que les modes décrits ne sont que les principaux de ceux présentés par la nature, et ne les comprennent pas tous. Dans chaque embranchement, un nombre parfois très grand de combinaisons diverses relie ces procédés entre eux, car, si un embranchement déterminé n'offre pas toutes les variétés connues, il en montre cependant une certaine quantité. Les Vertébrés, les

Trochozoaires, les Hydrozoaires, possèdent la série entière, allant de l'œuf alécithe à l'œuf télolécithe ; les Arthropodes, caractérisés par leur curieuse segmentation centrolécithe, paraissent manquer d'ovules complètement alécithes, et les œufs à cicatricule sont fort rares chez eux.

#### § 4. Blastoderme et feuillets blastodermiques primordiaux.

I. BLASTODERME. — Le *blastoderme* est l'ensemble des blastomères qui sont engendrés par l'ovule fécondé et segmenté. Ces blastomères sont tantôt groupés en un amas compact ou morule, tantôt disposés autour d'une masse de vitellus nutritif. Ce dernier cas est celui des planules lécithiques ; parfois tous leurs blastomères prennent une part égale à la formation des organes embryonnaires, et il en est ainsi chez les Arthropodes ; parfois, comme chez les Oiseaux, une partie de l'enveloppe, située à la place primitivement occupée par la cicatricule, prolifère rapidement et se convertit seule en embryon.

Le blastoderme fournit ensuite les feuillets blastodermiques primordiaux ; ceux-ci, constitués à leur début par une seule assise ou par un petit nombre d'assises de cellules, sont au nombre de deux et emboîtés l'un dans l'autre : l'externe est le *protectoderme* et l'interne le *protendoderme*. Dans le cas des planules lécithiques, le blastoderme engendre les deux feuillets de la manière suivante : il prolifère, soit dans toute son étendue, soit dans la seule zone cicatriculaire, et produit un groupe de cellules extérieures au vitellus nutritif, dont les plus externes se rassemblent en une couche continue qui est le protectoderme, et dont les internes composent le protendoderme. Deux procédés différents se manifestent chez les morules : ou bien la morule se convertit en une vésicule creuse, la blastule, dont la paroi donne naissance aux feuillets ; ou bien, la morule reste compacte, ne se transforme point en blastule, et les feuillets se délimitent sur place, les

blastomères externes se disposant pour produire un protodermes, et les internes se groupant pour donner un protodermes. Cette phase embryonnaire, qui suit l'état molaire et ne présente pas de blastule, porte le nom de *planule*. Cette expression est employée pour désigner en général tous les embryons dont le blastoderme commence à se diviser en feuillets, sans cesser d'être massif et sans offrir de cavité ; les planules dont il est ici question, et qui proviennent des molaire, sont entièrement composées de cellules ; elles diffèrent par là de celles déjà mentionnées, ou planules lécithiques, qui possèdent dans leur intérieur un amas de vitellus nutritif.

Il importe donc de distinguer, sous le rapport de la genèse du blastoderme et des feuillets blastodermiques primordiaux, deux modes principaux : le *mode blastulaire* et le *mode planulaire*. Les différences entre ces procédés découlent de la marche de la segmentation, qui tient elle-même à la quantité du deutolécithe contenu dans l'ovule ; les premières sont ainsi placées sous la dépendance directe de cette dernière circonstance. Plus un œuf est riche en vitellus nutritif, et plus la genèse du blastoderme s'effectue avec compacité, avec absence de cavité ; les œufs alécithes offrent tous des blastules, alors que les œufs télolécithes passent à l'état de planules complexes. Et de même qu'il existe un très grand nombre de variétés dans la teneur en deutolécithe, de même on constate un chiffre considérable de procédés divers pour ce qui touche au développement du blastoderme ; et, de même encore, ces procédés sont reliés les uns aux autres par des séries de transitions ménagées.

Il faut donc avoir sans cesse présente à l'esprit, en lisant les descriptions qui vont suivre, une notion de continuité ; il est nécessaire de bien se convaincre au préalable que ces procédés ne sont pas séparés les uns des autres, mais se trouvent reliés par de nombreux intermédiaires, qu'il sera possible de se figurer d'après les principaux types énumérés.

Il n'existe guère d'exception à cet égard que pour les deux modes du procédé blastulaire, le mode endocytulaire et le

mode gastrulaire; bien que telle ne soit pas l'opinion de Metschnikoff; il semble que la nature actuelle ne comporte aucune transition du premier au second. Les passages sont par contre très nets entre les blastules et les planules; certains groupes d'animaux montrent sous ce rapport des procédés nombreux, qui vont des premières aux secondes par le remplissage de plus en plus prononcé de la cavité de celles-là.

Cette impression de continuité ne doit être appliquée, bien entendu, qu'à des groupes d'une certaine importance, classes ou embranchements; on assiste en effet, en passant des formes inférieures du groupe aux représentants les plus élevés, à une altération de plus en plus prononcée dans les phénomènes du développement. Mais chaque groupement de valeur moindre, espèce ou genre, ordre parfois, offre sous ce rapport une grande fixité; les procédés employés sont toujours semblables chez tous les représentants d'une même espèce. Cette notion comporte cependant une grande élasticité; il est des animaux, les *Molgules* parmi les TUNICIERS, pour citer un exemple, dont certaines espèces produisent leurs feuilletts d'après le mode gastrulaire, et certaines autres suivant le procédé planulaire; par contre, tous les *Reptiles* et tous les *Oiseaux* leur donnent naissance, sans exception, au moyen de planules lécithiques, et jamais d'autre façon.

Les Métazoaires engendrent, au début de leur développement, deux feuilletts cellulaires, l'un externe et l'autre interne, qui vont former les organes. Ces deux feuilletts sont homologues, c'est-à-dire sont placés de la même façon chez tous les Métazoaires, et produisent les mêmes appareils, l'interne fournissant la paroi intestinale et l'externe la couche épithéliale superficielle du corps. Cette homologie subsiste malgré les différences d'origine; ainsi le feuillet interne d'une gastrule est l'homologue de celui d'une planule, car il subvient aux mêmes genèses organiques; et l'on voit parfois, dans certains embranchements comme celui des Vertébrés, en remontant des types les plus simples vers les plus élevés et

suivant à mesure les procédés employés dans leur développement, une série de modifications qui relie le mode formateur du premier à celui du second.

Les différences qui existent sous ce rapport entre les représentants d'un même groupe découlent, on le sait, de divergences correspondantes dans la richesse des ovules en vitellus nutritif. Partant, elles ne sont pas toujours connexes à des dissemblances de structure, mais résultent parfois d'adaptations particulières. En général, il est vrai, et dans un groupe déterminé, embranchement ou classe, les représentants les plus élevés possèdent dans leurs ovules une plus grande quantité de deutolécithe que les formes inférieures, et il en est ainsi pour les Vertébrés si l'on arrête leur série aux Oiseaux ; mais parfois, le contraire se présente, ou bien il y a égalité. Les Mammifères montrent un exemple du contraire ; ces êtres sont plus élevés que les Oiseaux, et cependant leurs ovules, pauvres en éléments vitellins, subissent d'ordinaire une segmentation totale et non partielle. Cette particularité tient à ce fait qu'ils possèdent un placenta, c'est-à-dire un organe qui permet à la mère de nourrir l'embryon sans qu'il soit nécessaire d'avoir du vitellus nutritif pour remplir ce rôle alimentaire. Lorsqu'un même groupe comprend à la fois des animaux terrestres et des animaux aquatiques, les premiers renferment souvent plus de vitellus nutritif dans leurs œufs que les seconds.

II. MODE BLASTULAIRE.— On désigne par le nom de *blastula* ou de *blastule* la phase embryonnaire qui suit immédiatement la morule. Une blastule ressemble en tout à une vésicule creuse, c'est-à-dire à un corps, sphérique ou ovalaire, renfermant une cavité que limite une paroi extérieure ; celle-ci est le *blastoderme* ; la cavité remplie par un liquide est le *blastocœle* ou *cavité blastocœlienne*. La blastule est engendrée par la morule de la manière suivante : les blastomères de la morule, d'abord tassés en un amas compact, sont refoulés du centre vers la périphérie par une cavité qui se creuse dans



cette région centrale et s'accroît peu à peu. Lorsque ce mouvement est terminé, l'amas compact est converti en une vésicule creuse, la blastule, dont le blastoderme est formé par les blastomères et dont le blastocœle n'est autre que cette cavité interne. Une telle évolution n'arrête pas la marche de la segmentation, qui continue à s'effectuer; les blastomères se divisent toujours à mesure qu'ils sont re-

Fig. 68-70

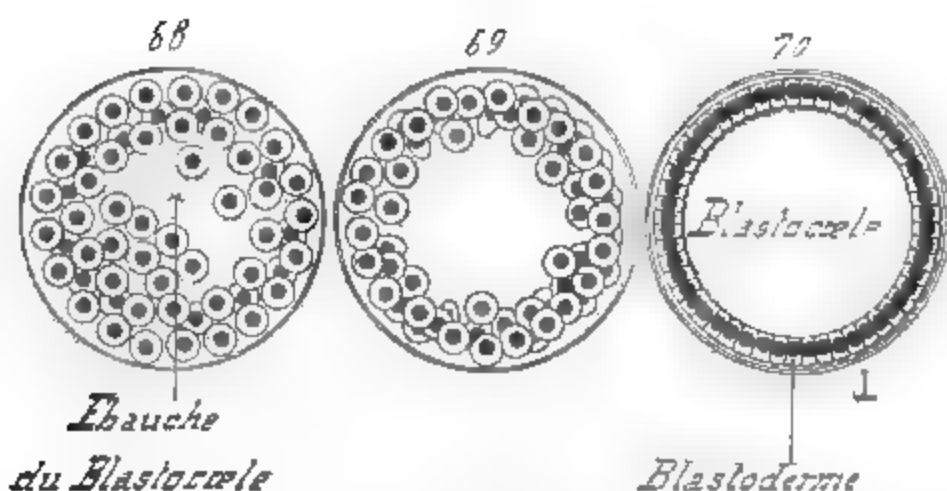


Fig. 68, 69, 70 — Diagrammes des modifications subies par une morule qui passe à l'état de blastule; ces figures sont dessinées d'après des coupes médianes; comparer à la figure 55, p. 104. — En 68, première apparition d'une cavité dans le centre de la morule; cette cavité est l'ébauche du blastocœle. En 69, agrandissement du blastocœle, qui repousse tous les blastomères vers le dehors. En 70, phase de blastule; les blastomères sont disposés sur une couche périphérique, qui est le blastoderme, et qui entoure la cavité interne ou blastocœle.

poussés au dehors, et se partagent sans cesse en nouvelles cellules.

Il convient de reconnaître deux types de blastules : les *blastules simples* et les *blastules stratifiées*. Le blastoderme des premières, les plus fréquentes de beaucoup, se compose d'une seule assise de cellules; celui des secondes est constitué, au moins sur une partie de son étendue, par plusieurs couches placées les unes en dedans des autres, la plus interne limitant la cavité blastocœlienne. Celles-ci sont fort rares, et établissent une transition vers les planules, puisque

leur paroi blastodermique épaissie diminue l'espace laissé au blastocœle, et donne à l'ensemble une compacité fort grande; telles sont les blastules des *Grenouilles* et de la plupart des Amphibiens. Les blastules simples sont de beaucoup les plus répandues.

Les blastules, tout en augmentant le nombre des cellules qui constituent leur blastoderme, se modifient rapidement pour produire les feuilletts blastodermiques primitifs. On admettait autrefois que ces modifications s'effectuaient d'une seule manière, par le changement de la blastule en gastrule; on sait aujourd'hui, d'après les recherches de Metschnikoff, qu'il existe un second mode, comparé par cet auteur à une genèse de phagocytes, et qu'il convient de nommer *mode endocytulaire*. — Deux procédés sont donc mis en jeu pour convertir la blastule en un embryon plus complexe, muni de deux feuilletts blastodermiques : le *procédé endocytulaire* et le *procédé gastrulaire*.

*Procédé endocytulaire ou cytulation.* — Dans ce procédé, le blastoderme produit, par la division de ses éléments, un certain nombre de cellules qui se placent en dedans de lui et le séparent de la cavité blastocœlienne; au moment où cette évolution s'achève, le blastoderme n'est plus simple, mais se trouve constitué au moins par deux assises de cellules emboîtées, dont l'externe correspond au protectoderme et l'interne ou les internes représentent le protendoderme. Ce procédé n'a été observé jusqu'ici que chez deux embranchements de Métazoaires : les SPONGIAIRES et les HYDROZOAIRES. Il s'effectue par deux moyens, dont l'un répond à une genèse mésenchymateuse des éléments qui pénètrent dans le blastocœle, et l'autre à une genèse épithéliale.

On a déjà vu plus haut, dans l'exposition de la théorie du cœlome donnée par les frères Hertwig et pour ce qui a trait au mésoderme, l'idée que l'on doit se faire d'une origine mésenchymateuse. Contrairement à ce que pensent ces auteurs, il ne faut pas considérer le mésenchyme comme un feuillet

blastodermique véritable, mais bien comme un état sous lequel certains feuilletts blastodermiques sont capables de se présenter, soit durant leur existence entière, soit durant une période plus ou moins longue. Cet état *mésenchymateux* est caractérisé par l'aspect des cellules, qui ne se touchent point par toute leur surface, mais sont séparées les unes des autres par le moyen d'une substance fondamentale au travers de laquelle elles émettent des expansions; ces dernières s'anastomosent entre elles, et la substance fondamentale elle-même, plus ou moins abondante suivant le cas, est exsudée par les cellules qu'elle contient. Par suite, dans une genèse cellulaire mésenchymateuse, les éléments sont produits les uns après les autres sans aucune continuité entre eux, et se disposent sans régularité, comme s'ils devaient se borner à combler les cavités dans lesquelles ils pénètrent.

*Le procédé endocytulaire mésenchymateux* est le plus fréquent. Le blastoderme de la blastule, soit en entier, soit sur une partie de son étendue, et sur sa surface interne, émet des cellules qui se séparent de lui, et tombent dans la cavité blastocœlienne. Là, par leur propre multiplication, et par l'addition de nouveaux éléments issus du blastoderme, elles finissent par remplir le blastocœle entier. La blastule a donc ainsi perdu son caractère de vésicule creuse, puisque sa cavité est comblée; elle se compose désormais d'une assise épithéliale externe, qui répond au blastoderme, et d'un mésenchyme interne. Étant donnée sa structure compacte, elle ressemble en tout à une planule, sauf par son mode de formation; comme cette forme embryonnaire dérive d'une blastule et rappelle les planules, il est bon de lui donner un nom composé, indiquant à la fois son origine et sa disposition, celui de *blastoplanule*. Quant aux cellules qui se détachent du blastoderme pour engendrer le mésenchyme intérieur, l'expression d'*endocytes*, ou de cellules internes, est celle qui leur convient le mieux; elle est préférable, en tout cas, à celle de *phagocytes* choisie par Mestchnikoff, et

Fig. 71-73

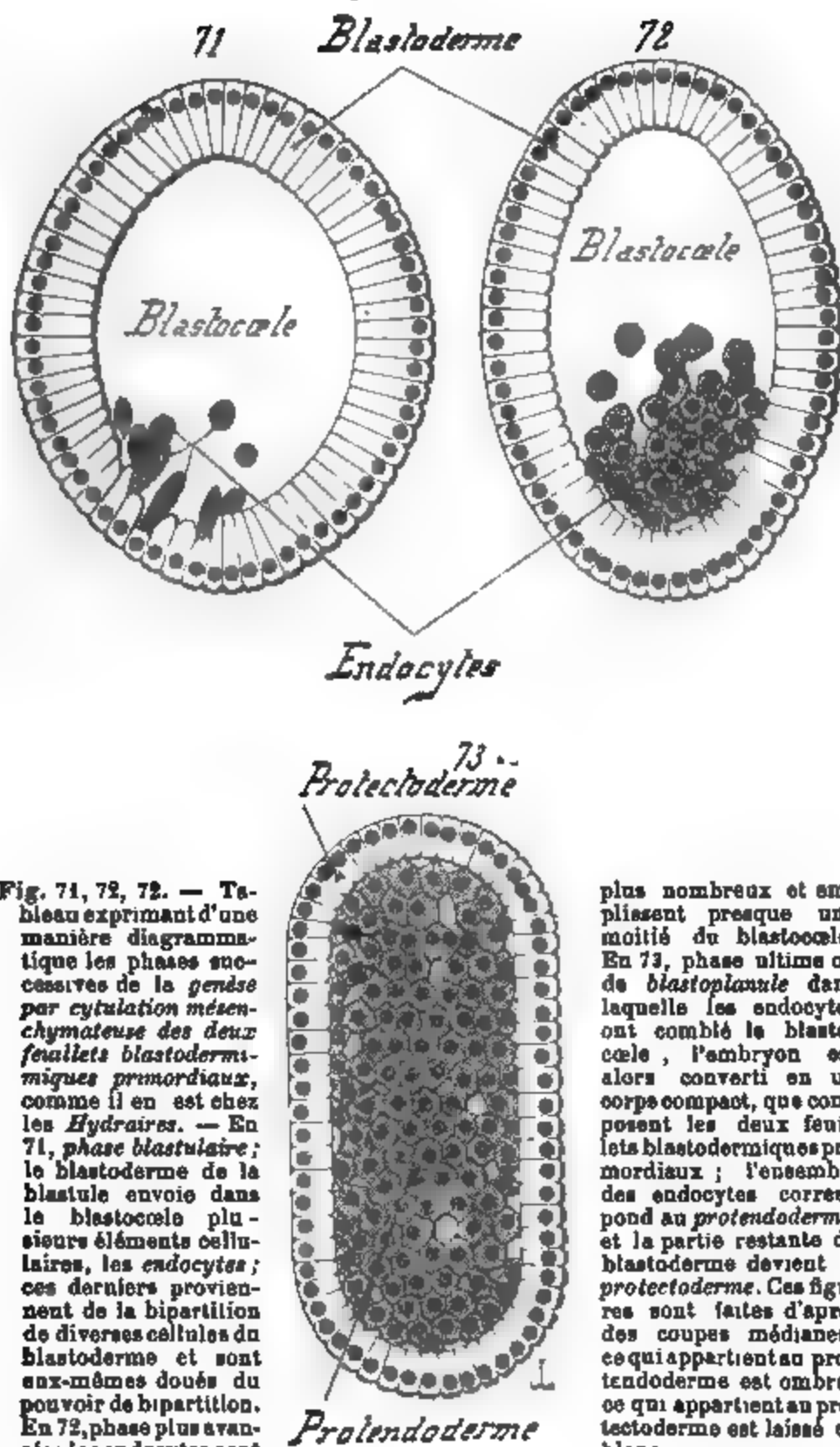


Fig. 71, 72, 73. — Tableau exprimant d'une manière diagrammatique les phases successives de la *gastrulation* par *cytulation mésentérique* des deux feuillets blastodermiques primordiaux, comme il en est chez les *Hydres*. — En 71, phase blastulaire; le blastoderme de la blastule envoie dans le blastocœle plusieurs éléments cellulaires, les *endocytes*; ces derniers proviennent de la bipartition de diverses cellules du blastoderme et sont eux-mêmes doués du pouvoir de bipartition. En 72, phase plus avancée; les endocytes sont

plus nombreux et remplissent presque une moitié du blastocœle. En 73, phase ultime ou de *blastoplane* dans laquelle les endocytes ont comblé le blastocœle; l'embryon est alors converti en un corps compact, que composent les deux feuillets blastodermiques primordiaux; l'ensemble des endocytes correspond au *protendoderme*, et la partie restante du blastoderme devient le *protodermie*. Ces figures sont faites d'après des coupes médianes; ce qui appartient au *protendoderme* est ombré; ce qui appartient au *protodermie* est laissé en blanc.

cela à cause de l'acception généralement adoptée aujourd'hui pour le mot phagocyte.

La blastule s'est ainsi changée en blastoplanule par la production des endocytes ; et, lorsque cette transformation est accomplie, les deux feuilletts blastodermiques primitifs

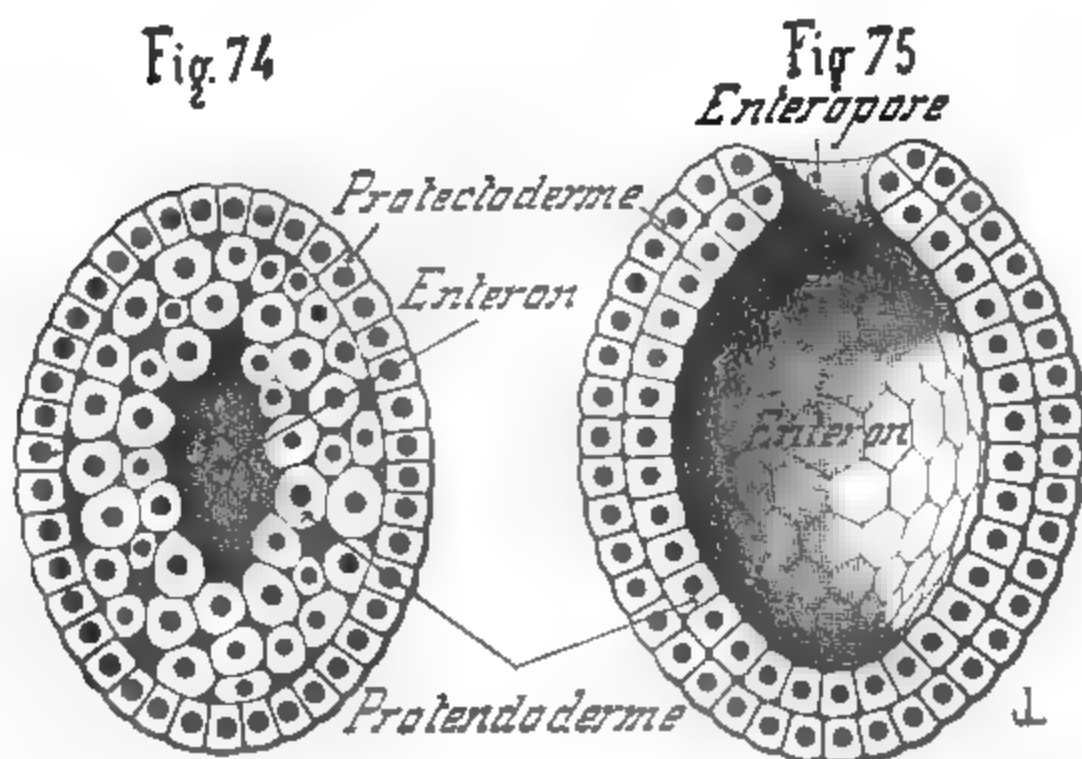


Fig. 74, 75. — Genèse de l'entéron et de l'entéropore dans une blastoplanule d'*Hydraire* ; comparer à la figure 73, p. 121, les figures représentent de même des coupes médianes, mais avec relief. — En 74, apparition de l'entéron ou cavité centrale qui, en s'agrandissant, refoule les endocytes du protodermis vers la périphérie. En 75, entéron complet muni d'un entéropore qui lui permet de communiquer avec le dehors ; les éléments du protodermis, qui limitent toujours la cavité entérique, sont disposés sur une seule assise

sont représentés. L'assise épithéliale externe, qui répond au blastoderme initial diminué de la substance nécessaire pour donner naissance aux endocytes, représente le protectoderme ; quant au mésenchyme intérieur, il n'est autre que le protodermis. Le premier persiste durant quelque temps sans se modifier davantage, mais non le second. L'embryon augmente de volume, le protectoderme accroît en surface le nombre de ses éléments pour suivre ce phénomène, mais le protodermis n'agit pas ainsi. Une cavité se creuse en son

centre, qui grandit de plus en plus, et refoule peu à peu tous les endocytes contre la face interne du protectoderme.

La blastoplanule s'est convertie par là en une vésicule close, mais qui diffère de la blastule primitive en ce que sa paroi est double et non simple, puisqu'elle se compose, en allant de dehors en dedans, du protectoderme et de l'assise à endocytes du protendoderme. La cavité qui vient ainsi de se creuser deviendra plus tard la cavité intestinale; il est donc permis de lui accorder le nom d'*entéron*, d'autant mieux que souvent elle fonctionne et sert à la digestion du petit être. Un orifice se perce en effet sur l'un des points de la paroi, par la destruction locale des cellules du protectoderme et du protendoderme. Cette ouverture, ou *entéropore*, permet à l'entéron de communiquer avec le dehors; elle devient souvent, par la suite, la bouche de l'adulte.

Le *procédé endocytulaire épithélial* est propre à la plupart des représentants d'un groupe des Hydrozoaires, celui des *Geryonides* ou *Trachyméduses*; il est désigné par les auteurs sous le nom de *procédé par délamination*. La blastule de ces animaux diffère par son aspect de celle des autres Hydrozoaires; son blastoderme est plus épais, constitué par des blastomères volumineux, qui laissent peu de place à la cavité blastocœlienne, et dans certains cas même la comblent tout à fait. Partant, le blastoderme ne peut produire des blastocytes destinés à combler peu à peu le blastocœle, et cela, à cause de l'exiguïté de celui-ci; il engendre alors par le moyen suivant les deux feuilletts qui dérivent de lui. Il se divise parallèlement à sa surface en deux couches emboîtées l'une dans l'autre, et, lorsque cette division est achevée, le blastoderme primitif se trouve être double, c'est-à-dire formé de deux assises cellulaires concentriques : l'assise externe est le protectoderme, l'interne le protendoderme, et la cavité centrale, qui ne se modifie pas durant cette évolution, acquiert par là, directement, la même valeur que l'entéron du cas précédent.

Cette genèse est épithéliale. En effet, le blastoderme de la blastule est lui-même un épithélium ; en se scindant parallèlement à sa surface, tous ses éléments conservant entre eux les mêmes relations, il se partage en deux couches épithéliales et ne produit point de mésenchyme. Ce procédé aboutit ainsi, et sur place pour ainsi dire, au but qui n'est atteint par le mode mésenchymateux qu'à travers une série de modifications, telles que genèse du mésenchyme destiné à combler le blastocœle, apparition de l'entéron, et refoulement des endocytes contre le protectoderme. Il est permis de le considérer comme dérivant du premier procédé par l'omission de la phase relative à la formation du mésenchyme, omission corrélatrice de la grosseur des blastomères ; celle-ci découle de son côté de la richesse plus grande de l'ovule en vitellus nutritif.

*Procédé gastrulaire ou gastrulation.* — On désigne par le nom de *gastrula* ou de *gastrule* une forme embryonnaire pourvue de deux feuillets blastodermiques primitifs emboîtés l'un dans l'autre, et provenant tous deux directement du blastoderme d'une blastule. Il suit de là que les phases gastrulaires succèdent toujours à des phases blastulaires correspondantes, puisqu'elles dérivent de ces dernières par une modification de celles-ci. Le protendoderme d'une gastrule limite une cavité qui doit former la cavité digestive définitive, et qui, dans le cas où cet embryon est obligé de vivre en liberté et de chercher ses aliments, sert effectivement d'intestin : d'où le nom donné à cet état par E. Hæckel, et qui est accepté par tous les auteurs. Cette cavité centrale a été désignée par l'expression d'*Archentéron* ; comme elle répond entièrement à l'*entéron* des blastoplanules, le mieux est de l'indiquer par le même terme, et de supprimer le préfixe qui se borne à impliquer une notion subjective d'ancienneté. Cet entéron communique avec le dehors par un orifice, déjà connu des anciens naturalistes, qui l'appelaient l'*anus de Rusconi* ; les auteurs plus récents le nomment *blastopore* ;

il conviendrait davantage, semble-t-il, de lui accorder le nom d'*entéropore* comme à son correspondant des blastoplanules, terme qui indique mieux que le premier les rapports de l'objet auquel il s'adresse, et qui enlève aussi toute idée de relations avec les blastules.

La gastrule est donc, en définitive, une blastule modifiée, de telle sorte que le blastoderme simple de cette dernière s'est différencié en deux parties juxtaposées par leurs bords, et dont l'une finit par se placer en dedans de l'autre ; ces deux parties correspondent aux feuilletts blastodermiques primitifs. Suivant les groupes d'animaux, les blastules donnent naissance aux gastrules d'après deux procédés : ou bien par l'invagination d'une portion du blastoderme dans l'autre, ou bien par l'aplatissement de la blastule en un disque qui s'incurve ensuite pour mettre une de ses faces en dedans de l'autre. Le premier cas est celui du *procédé gastrulaire invaginant*, le second celui du *procédé gastrulaire incurvant* ; ce dernier est une simple altération du mode précédent, altération déterminée par l'exiguïté de la cavité blastocœlienne.

La blastule initiale, dans le *procédé invaginant*, contient un ample blastocœle. Une partie du blastoderme s'invagine peu à peu dans l'intérieur de ce blastocœle, et la dépression ainsi produite s'enfonce toujours davantage, en procédant naturellement de dehors en dedans ; l'autre partie du blastoderme reste indifférente sous ce rapport, et ne participe en rien à ce mouvement. Lorsque cette évolution est accomplie, la zone qui a subi l'invagination se trouve placée en dedans de celle qui est restée inerte ; cette zone limite la cavité même de dépression qui, à cause de son origine, communique forcément avec le dehors. Cette cavité est l'entéron ; son orifice est l'entéropore ; la zone interne correspond au protoderme, et l'externe au protectoderme. A mesure que la première pénètre dans le blastocœle pour se rapprocher de la face interne de la seconde, elle diminue d'autant l'espace occupé par la cavité blastocœlienne ; cette réduction va par-



fois jusqu'à la disparition complète, et alors le feuillet intérieur s'accôle au protectoderme; ailleurs elle s'arrête avant d'atteindre ce résultat, et alors le protendoderme se trouve



Fig. 76, 77, 78, 79. — Tableau exprimant d'une manière diagrammatique la formation d'une gastrule par invagination. — En 76, blastule avec son blastoderme qui entoure le blastocœle. En 77, début de l'invagination gastrulaire. En 78, suite de l'invagination gastrulaire. En 79, l'invagination est effectuée et la gastrule est complète; le blastoderme s'est divisé en deux feuillets concentriques, le *protectoderme* en dehors et le *protendoderme* en dedans; la cavité de l'invagination donne l'*entéron* et son orifice constitue l'*entéropore*.

séparé du feuillet extérieur par un espace libre qui correspond au reste du blastocœle.

Les éléments du blastoderme se ressemblent tous dans certaines gastrulations invaginantes, et l'on ne remarque

aucune différence entre ceux qui vont faire partie du protendoderme et ceux qui appartiendront au protectoderme. Dans d'autres cas, les cellules blastodermiques qui doivent limiter l'entéron se distinguent de leurs voisines, dès la phase blastulaire, par leur taille plus forte et par leur richesse plus grande en deutolécithe; il est donc possible de reconnaître, parmi les blastomères de la blastule et parfois même de la morule, ceux qui sont destinés au feuillet extérieur de ceux qui iront à l'assise interne. Cette modification est la conséquence d'une teneur assez considérable en granulations vitellines : ces dernières vont se placer de préférence dans les éléments cellulaires qui sont destinés à composer le protendoderme, puisque celui-ci limite l'entéron ou cavité digestive de l'embryon.

Le procédé *incurvant* se manifeste lorsque le blastocœle est trop petit pour qu'une partie du blastoderme puisse pénétrer dans son intérieur; dans ce cas, les éléments blastodermiques sont grands, à cause de l'abondance du deutolécithe qu'ils contiennent, et restreignent, par suite, l'espace laissé à la cavité blastocœlienne. L'influence qui détermine la formation d'une gastrule exerce pourtant son action; la blastule s'aplatit, se déprime d'abord en un disque, puis s'incurve en une sorte de coupe, et accentue cet aspect en rendant toujours plus profonde la cavité de la coupe. Finalement, la blastule se convertit en une gastrule, dont l'entéron n'est autre que la cavité même de l'incurvation. Au moment où la blastule prend l'aspect d'un disque, ce dernier présente deux faces, dont chacune est constituée par une moitié du blastoderme; et, lorsque ce disque se transforme en une coupe, l'une des moitiés se place en dedans de l'autre; celle-ci, externe par rapport à la première, est le protectoderme, alors que celle-là, qui limite forcément l'entéron, acquiert la valeur d'un protendoderme.

La gastrulation incurvante est beaucoup plus rare que l'autre; les *Phoronis Sabatieri*, parmi les Trochozoaires, la présentent d'une manière indiscutable. Les descriptions des

auteurs permettent de croire qu'elle existe aussi chez divers Mollusques tels que la *Paludine*, chez certains *Nématodes* et quelques *Annélides oligochètes*. On doit la considérer

Fig. 80-82

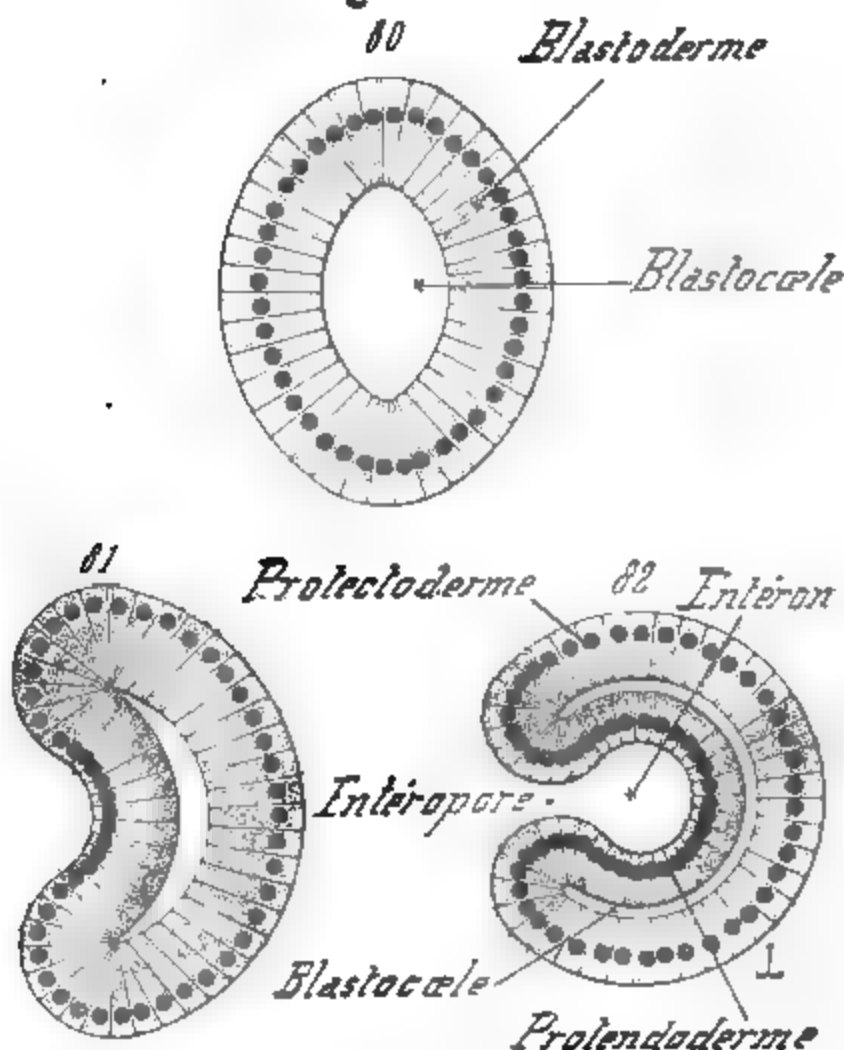


Fig. 80 81, 82. — Tableau exprimant d'une manière diagrammatique la formation d'une gastrule par incurvation, comme il en est chez les *Phoronis Sabatieri*, par exemple. En 80, début de l'aplatissement de la blastule; celle-ci prend par là l'aspect d'un disque. En 81, début de l'incurvation du disque. En 82, l'incurvation est terminée et la gastrule est formée; la cavité de l'incurvation devient l'intéron. Comparer aux figures 76-79, qui représentent une genèse de gastrule invaginée, p. 126.

comme une altération du procédé invaginant, survenue à cause de la petitesse du blastocœle, qui ne permet pas à une véritable invagination de s'effectuer.

La genèse gastrulaire des deux feuillets blastodermiques primitifs est de beaucoup plus commune que la cytulation ; celle-ci n'existe guère que chez les Spongiaires et les Hydrozoaires, alors que la première a été observée dans tous les autres embranchements des Métazoaires, et même, semble-t-il, chez plusieurs Éponges. Plusieurs groupes l'offrent d'une façon fréquente, comme les *Annélides polychætes*, les *Hétéropodes* parmi les *Mollusques*, les *Tuniciers* ; cela tient sans doute à ce que les représentants de ces groupes sont, pour la plupart, des êtres d'une organisation assez simple et vivant dans l'eau. Ailleurs, les types inférieurs du groupe, qui habitent les milieux aqueux, sont les seuls à la posséder, les autres portant dans leurs ovules une quantité considérable de deutolécithe, qui empêche la gastrulation de s'effectuer et la remplace par le procédé planulaire ; tels sont les Vertébrés, dont quelques-uns, les *Acraniens*, les *Cyclostomes*, la plupart des *Amphibiens*, subissent une phase gastrulaire, alors que tous les autres passent par des états planulaires.

Les embranchements, qui montrent ainsi les deux procédés principaux de la production des feuillets aux dépens des blastomères, permettent de bien apprécier la valeur des relations qui les unissent l'un à l'autre, et autorisent à considérer la genèse planulaire comme une altération de la genèse blastulaire ; cette altération est produite par l'abondance des granules vitellins dans le protoplasme de l'œuf. La présence de ces granules empêche souvent la segmentation de la région qui les porte ; d'autre part, cette région est augmentée dans son volume par l'appoint de ce surplus, et la cavité blastocœlienne ne peut se percer entre les blastomères, ou bien est fort petite. Et, comme résultat, l'ensemble des blastomères reste compact, au lieu de se transformer en une vésicule creuse. Il suffit de suivre l'origine des feuillets chez les Annélides, ou chez les Mollusques, ou chez les Vertébrés, pour être persuadé de l'existence de ces transitions ; et, comme ces transitions se trouvent toujours de même dans des groupes divers, on est bien obligé d'admettre qu'elles

répondent vraiment à des modifications introduites peu à peu, au fur et à mesure de l'évolution généalogique, dans le développement des feuilletts, et non à des états distincts, survenus accidentellement et séparés les uns des autres. En résumé, et sans entrer ici dans une discussion trop approfondie, la genèse blastulaire semble être le procédé primitif de la production des feuilletts blastodermiques, puisqu'on le trouve seulement chez les animaux inférieurs ; et elle s'est modifiée en genèse planulaire, d'une manière parallèle dans les divers groupes d'animaux, par l'effet d'une accumulation toujours croissante du deutolécithe dans l'œuf.

III. MODE PLANULAIRE. — La présence du mode planulaire, ou de la *planulation*, concorde avec celle d'une grande quantité de deutolécithe dans l'ovule ; le vitellus nutritif étant incapable ou peu capable de se segmenter de lui-même, et occupant une grande place, les blastomères sont tassés les uns contre les autres, et nulle cavité comparable à un blastocœle ne se creuse entre eux. Parfois cependant, au cours de la division, et lorsqu'un assez grand nombre de blastomères a été formé, un étroit espace se perce dans l'intérieur de l'embryon et rappelle en petit la cavité blastocœlienne des blastules, mais il ne tarde pas à être comblé et à disparaître. Ce cas rentre dans la série des procédés transitoires mentionnés plus haut ; le plus souvent, dans les planules, la compacité est entière, et aucun homologue du blastocœle ne prend naissance (fig. 32, p. 84).

L'ovule segmenté se transforme en planule de deux façons : ou *directement*, ou *indirectement*. Dans le *procédé direct*, les blastomères sont semblables les uns aux autres, ou peu s'en faut, sous le double rapport de la taille et de la teneur en deutolécithe ; ils se divisent sur place, et finissent par produire un amas compact de cellules presque identiques. Le *procédé indirect* s'effectue d'une autre manière ; les blastomères diffèrent par leur taille et par leur richesse en vitellus nutritif, les plus gros d'entre eux étant aussi ceux qui ren-

ferment la plus grande quantité de deutolécithe ; ces derniers, se segmentant avec plus de lenteur que les autres et se groupant dans la région centrale de l'embryon, sont peu à peu enveloppés par les petits, qui se multiplient avec rapidité et sont presque entièrement constitués par du vitellus évolutif. Contrairement à ce qu'il en est dans le premier mode, la phase planulaire n'est pas atteinte d'un seul coup ; elle se dessine à mesure que les petits blastomères entourent les gros, et, par suite, ce procédé mérite le nom d'*indirect*. Les auteurs décrivent souvent la planulation indirecte en la désignant sous le nom de *gastrulation épibolique*, et l'opposant à la gastrulation invaginante qu'ils nomment *gastrulation embolique*. Les expressions *gastrule* et *gastrulation* répondent à des états et à des phénomènes embryonnaires bien caractérisés par l'apparition d'une dépression qui se transforme en entéron ; de telles particularités manquent constamment aux planules, quel que soit le procédé qui leur donne naissance, et il est inutile d'employer le même mot pour désigner deux choses différentes, malgré la correction donnée par l'adjectif qui l'accompagne.

La planule faite, ou pendant qu'elle se façonne, et cela surtout dans le mode indirect, les feuillets blastodermiques s'ébauchent ; les blastomères extérieurs se serrent les uns contre les autres pour se disposer en une couche continue, qui est le protectoderme ; les blastomères internes composent le protendoderme. L'entéron prend ensuite naissance, et d'autant plus tard que le vitellus nutritif est plus abondant ; il se creuse au milieu du protendoderme, sous la forme d'une cavité close, qui ne communique pas avec le dehors au moment où elle apparaît, et se met en relation avec l'extérieur par le percement d'orifices au travers des tissus qui l'entourent. D'ordinaire, les embryons qui produisent leurs feuillets par le procédé planulaire indirect possèdent une plus grande part de deutolécithe que ceux qui les constituent par le procédé direct ; à certains égards, ce dernier établirait donc une transition entre le mode indirect et la genèse blastulaire.

Le blastoderme des planules est strictement l'homologue de celui des blastules ; il est en effet chargé, dans un même groupe naturel, de donner naissance aux mêmes organes disposés de la même façon. Le premier diffère du second par sa seule manière d'être et par les moyens qu'il emploie pour engendrer les feuillet, et les organes ; il est compact, au lieu d'être creusé d'une cavité, et les appareils qu'il produit commencent également par être compacts, les vides qu'ils doivent renfermer ne faisant leur apparition que plus tard. Par contre, dans les blastules, la genèse des cavités organiques est presque la raison déterminante de celle des feuillet et des systèmes, puisque ces cavités naissent les premières. Pour employer des expressions qui seront expliquées dans un prochain chapitre, et qui seront comprises ici d'après l'exposé précédent, les feuillet des planules se développent suivant le type massif, et celui des blastules suivant le type creux. Mais il n'en est pas moins vrai que les uns et les autres dérivent de même des blastomères de l'ovule, sont disposés de la même manière, et produisent les mêmes organes ; leur homologie, c'est-à-dire leur triple ressemblance sous le rapport de l'origine, de la situation et de l'évolution ultérieure, est donc indiscutable ; leurs seules différences portent sur l'aspect des éléments qui les constituent, et sur les procédés suivant lesquels ils sont formés.

La genèse planulaire des feuillet dérive de la genèse blastulaire ; or, celle-ci se manifestant d'après deux modes, la cytulation et la gastrulation, il semble qu'il doive exister deux moyens planulaires correspondants. Il n'en est rien. Bien que les débuts soient différents, les résultats sont les mêmes ; les Spongiaires et les Hydrozoaires, qui sont les seuls êtres à offrir des blastules à endocytes, présentent aussi des planules semblables à celles des autres animaux ; cependant, les premières sont des blastoplanules altérées par la présence surabondante du vitellus nutritif, et les secondes sont des gastrules modifiées par la même cause. Cette divergence première conduisant à des résultats identiques montre en-

core, pour sa part, que la planulation n'est pas un mode autonome de la production des feuilletts, mais bien une altération des deux procédés primitifs, le mode endocytulaire et le mode gastrulaire.

Il est possible, il est vrai, de distinguer deux types principaux parmi les planules achevées, mais ces types n'ont rien de commun avec ceux du procédé blastulaire. Dans le cas où l'ovule contient un amas considérable de deutolécithe, ce dernier ne se divise pas en blastomères, reste compact, et, dans cet état, se laisse absorber peu à peu par l'embryon qui produit ses organes ; il suit de là que ces planules, avec les embryons qui en sortent, possèdent, pendant une période fort longue, une réserve vitelline annexée à leurs cellules et ne se confondant pas avec elles. Ces planules seront dites *lécithiques* ; elles dérivent des œufs à segmentation partielle, et de la plupart des ovules qui, tout en subissant une segmentation totale, mettent à part leur deutolécithe qui s'agglomère en une seule masse (œufs centrolécithes). Par contre, si la réserve vitelline est relativement peu abondante, tout le deutolécithe existant est compris dans la substance des blastomères, et l'ovule se partage entièrement en cellules, sans rien laisser hors de sa division. Ces planules, complètement constituées par des éléments cellulaires, porteront le nom de *planules alécithiques*, ou celui mieux approprié de *planules cytulaires* ; l'expression « alécithique » est, en effet, inexacte en partie, car le deutolécithe existe bien, seulement il est répandu dans tous les blastomères, et ne forme point un amas localisé.

Chacun des deux procédés de planulation, la manière directe ou l'indirecte, aboutit, suivant le cas, à des planules cytulaires ou à des planules lécithiques ; ce qui conduit à admettre quatre types principaux. La richesse en deutolécithe, et par suite la nature massive et l'altération du développement, augmentent à mesure que l'on s'élève de la planule directe cytulaire à la planule indirecte lécithique, en passant par les deux autres modes.



*Planulation directe et planules directes. — Une planule*

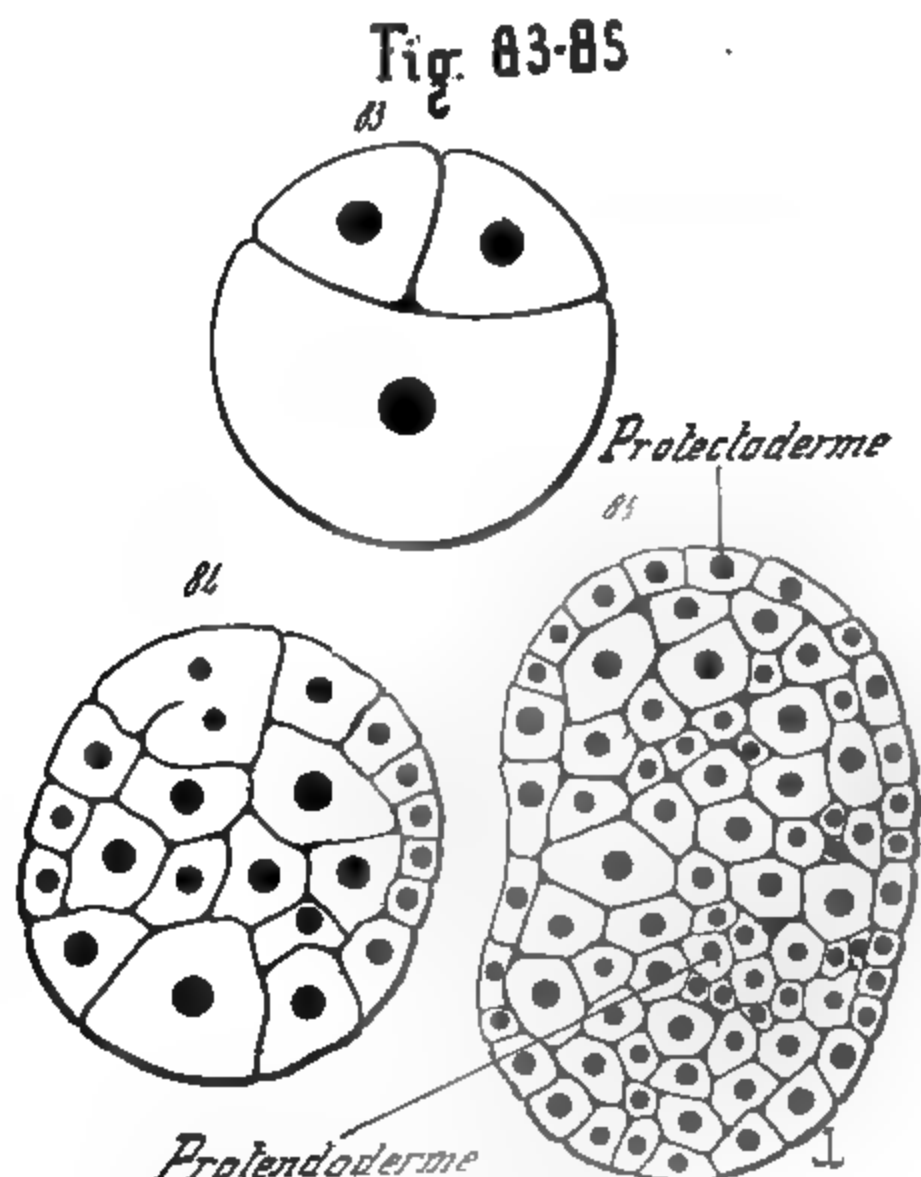


Fig. 83, 84, 85. — Tableau exprimant d'une manière diagrammatique la genèse d'une planule directe, comme il en est chez les *Alcyonaires*, les *Nématodes*, la plupart des *Annélides chétopodes*, etc ; les figures représentent des coupes médianes. — En 83, début de la segmentation de l'ovule fécondé. En 84, suite de la segmentation ; l'état de planule, ou de corps cellulaire compact, commence à se montrer. En 85, état de planule, formé directement par la scission sur place et synchronique de tous les blastomères ; les cellules périphériques prennent un aspect quelque peu différent de celui montré par les éléments internes, l'ensemble de ces derniers constitue le *protendoderme*, et l'assise des cellules périphériques représente le *protectoderme* ; les deux feuilletts blastodermiques primordiaux sont ainsi distincts dès l'achèvement de la planule.

directe est une planule engendrée de telle manière que les blastomères qui la composent sont à peu près tous semblables,

et cela à tous les moments de l'évolution ; aussi, lorsqu'elle est achevée, elle paraît formée d'éléments cellulaires tassés les uns contre les autres en un amas compact, et n'offrant entre eux aucune différence importante. Les œufs dont elle dérive contiennent, il est vrai, une quantité assez grande de vitellus nutritif, mais ce dernier est uniformément réparti dans le protoplasme ovulaire ; ces mêmes œufs subissent une segmentation totale, tantôt égale, tantôt inégale, qui les transforme en morules. L'état morulaire est ici caractérisé par ce fait que tous les blastomères ont la même forme arrondie ou polyédrique, tout aussi bien les externes que ceux placés au centre même de l'embryon. Ensuite, les blastomères extérieurs se serrent les uns contre les autres, prennent un aspect quadrangulaire, et se disposent par là en une couche continue et distincte ; celle-ci enveloppe l'ensemble des cellules internes, qui conservent leur apparence primitive. A ce moment, les deux feuillets se sont distingués l'un de l'autre, et la morule s'est directement convertie en planule, par le seul changement d'aspect des blastomères externes ; l'assise formée par ces derniers est le protectoderme, et l'amas central correspond au protendoderme.

Il existe deux sortes de planules directes, qui diffèrent l'une de l'autre par la suite de leur évolution, et dont les particularités sont déjà connues : les *planules cytulaires* et les *planules lécithiques*. Le protendoderme des premières se compose de plusieurs assises emboîtées, dont les éléments restent entiers et ne se fusionnent point entre eux ; telles sont les planules directes d'un certain nombre d'*Annélides*, et celles de la plupart des *Anthozoaires*. La cavité entérique se creuse, lors des phases ultérieures du développement, au milieu du protendoderme, et, en grandissant, refoule devant elle les cellules de ce feuillet pour les disposer finalement en une seule couche. Cette série de phénomènes ne se montre pas dans les planules directes lécithiques, dont plusieurs Crustacés, l'*Écrevisse*, l'*Asellus*, offrent un excellent exemple. L'œuf commence par se diviser en un certain nombre de

blastomères coniques, orientés suivant les rayons, et dont les sommets se touchent au centre même de l'ovule; puis, tous ces blastomères se partagent à leur tour, suivant un plan paral-

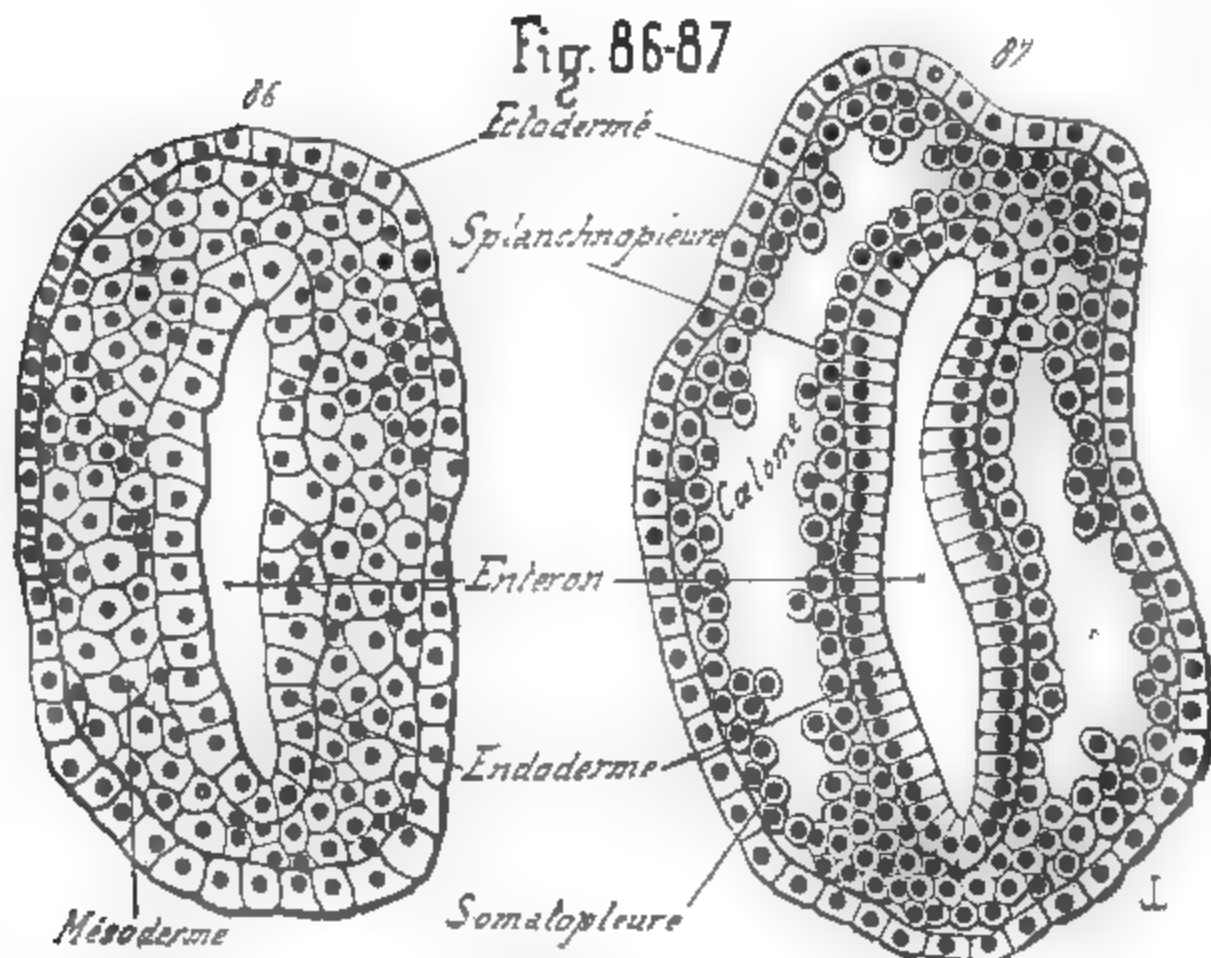


Fig. 86, 87. — Délimitation des feuilletts blastodermiques définitifs aux dépens des feuilletts blastodermiques primordiaux dans une planule cytolaire; comparer à la figure 85, p. 134. — En 86, apparition de l'entéron, qui se creuse au centre du protendoderme; division des éléments de ce dernier en deux couches, l'une simple, l'endoderme, qui limite la cavité de l'entéron, et l'autre plus épaisse, externe par rapport à la précédente, et qui est le mésoderme; le protodermé persiste comme ectoderme définitif. En 87, phase plus avancée; apparition du cœlome, qui se creuse dans le mésoderme et le divise en deux feuilletts, l'un externe ou somatopleure, qui est placé sous l'ectoderme, l'autre interne ou splanchnopleure, qui enveloppe l'endoderme.

lèle à la surface de l'embryon, en segments internes et en segments externes; les premiers contiennent en eux presque tout le deutolécithe, et se confondent les uns avec les autres en une masse nutritive volumineuse. Lorsque ces modifications sont

achevées, le jeune embryon se présente comme une planule engendrée suivant le procédé direct, mais dont l'intérieur contient, au lieu de cellules, une abondante réserve de vitellus nutritif. Ce type de planulation semble être propre à la plupart des œufs centrolécithes qui subissent une segmentation totale, et qui n'existent que chez des Arthropodes ; il semble cependant que des changements similaires se manifestent dans les planules de certains Vers appartenant aux classes des *Némertines* et des *Bryozoaires*.

*Planulation indirecte et planules indirectes.* — Les planules indirectes s'ébauchent peu à peu, et ne passent point par un état morulaire réel, c'est-à-dire par une phase où les blastomères, tassés les uns contre les autres, sont presque semblables par la taille. Les œufs dont elles dérivent contiennent une quantité fort grande de vitellus nutritif, qui s'accumule dans une région déterminée de l'ovule au lieu de se répartir également partout ; comme le deutolécithe gêne la segmentation, il s'ensuit que les zones occupées par lui se divisent avec lenteur, ou même ne se fragmentent pas, alors que celles formées par le blastolécithe se scindent avec rapidité. Il existe donc, durant toute la période de segmentation, des différences très nettes entre les parties chargées de vitellus nutritif et celles constituées par du vitellus évolutif ; ces dernières s'organisent rapidement en petites cellules juxtaposées, alors que celles-là restent indivises, ou se bornent à se partager en un nombre restreint de gros blastomères.

Avant que la division ovulaire ne commence, ou bien pendant qu'elle débute, le vitellus évolutif, contenant le noyau fécondé, se sépare du deutolécithe ; il se scinde ensuite, d'après les procédés de la karyokinèse, en petits blastomères placés les uns à côté des autres. Dans le cas des ovules télolécithes, qui contiennent beaucoup de vitellus nutritif, et dont le vitellus évolutif se ramasse en une petite cicatricule, la plupart des blastomères s'accumulent à la place même de la cicatricule dont ils proviennent. Ce phénomène n'existe pas ailleurs ;

les petits éléments produits par le blastolécithe enveloppent peu à peu, en se multipliant avec rapidité, les gros éléments chargés de vitellus nutritif ; il semble que le vitellus évolutif, tout en se convertissant en cellules, entoure le deutolécithe, qui finalement devient interne. Cette succession d'aspect ne

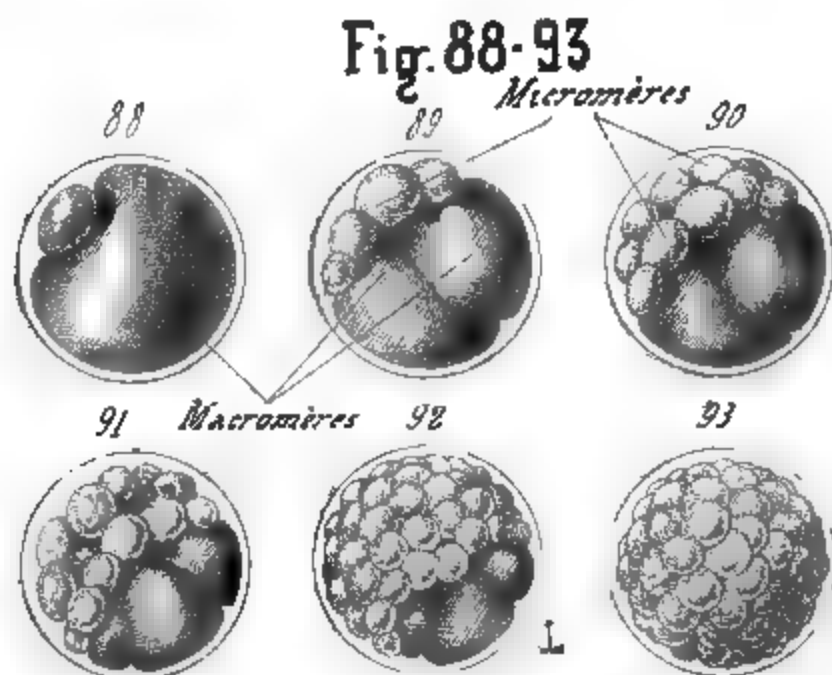


Fig. 88, 89, 90, 91, 92, 93. — *Génèse d'une planule indirecte*, comme il en est chez un certain nombre de *Mollusques*, d'*Annélides*, etc. ; les dessins donnent le relief. — En 88, début de la segmentation de l'ovule fécondé, qui se divise en un *micromère* et un *macromère*. En 89, suite de la segmentation, plus rapide chez les micromères que chez les macromères. En 90, segmentation plus avancée ; les micromères forment une calotte qui recouvre un tiers de la masse des macromères. En 91, suite du recouvrement des macromères par les micromères. En 92, recouvrement presque achevé ; les micromères entourent les trois quarts de l'amas des macromères. En 93, segmentation terminée ; les micromères enveloppent complètement les macromères, qui sont devenus internes.

concorde pas tout à fait avec la réalité des choses. Lorsque la quantité du deutolécithe est assez restreinte pour que ce dernier soit pris dans la segmentation, ce deutolécithe contient en lui-même du vitellus évolutif ; celui-ci ne se sépare pas en une seule fois du vitellus nutritif qui le renferme, mais progressivement, et se porte à mesure vers la périphérie de ce dernier. Cette migration du blastolécithe, qui se dispose en une couche externe au lieu de rester répandu également

dans toute la substance ovulaire, ne s'effectue pas irrégulièrement, mais suit une marche précise et déterminée. Elle débute après la première division de l'ovule en deux blastomères, l'un petit et constitué par du blastolécithe, l'autre gros et formé par du deutolécithe joint au blastolécithe restant. Une certaine quantité de ce dernier se porte alors à la périphérie de l'ovule, de manière à se placer autour du premier blastomère, et se convertit en cellules ; puis une autre quantité effectue le même mouvement et se place à côté des éléments qui l'ont précédé, et ainsi de suite, jusqu'à ce que toute la surface ovulaire soit recouverte de cellules qui se séparent les unes après les autres du deutolécithe, les dernières d'entre elles venant se poser dans une région diamétralement opposée à celle occupée par le premier blastomère. Cette migration étant achevée, le blastolécithe presque entier s'est séparé du vitellus nutritif, et se trouve converti en cellules qui entourent ce dernier ; celui-ci s'est divisé, durant cette période, en quelques volumineux éléments. Les blastomères externes ne restent pas inertes du reste ; ils se divisent suivant les procédés habituels, et le chiffre des cellules périphériques augmente encore par ce moyen. La substance nucléaire leur est fournie par les bipartitions répétées du noyau placé dans le gros blastomère primordial.

Ainsi, dans le cas où le vitellus nutritif est susceptible de segmentation, le vitellus évolutif ne se sépare pas de lui en une seule fois, mais peu à peu, et au moyen de divisions successives qui s'opèrent régulièrement sur toute la périphérie de l'ovule. Le même phénomène, moins accentué cependant, se manifeste dans les œufs télolécithes. La plus grande partie du blastolécithe est, chez ces derniers, distincte du vitellus nutritif avant que la fécondation ne s'effectue, et ramassée sous la forme d'une cicatrice qui contient le noyau fécondé. Comme le deutolécithe ne peut se diviser et reste compact, la segmentation s'exerce sur la cicatrice seule, qui se partage en blastomères agglomérés, ne se mouvant pas, et produisant sur place, sauf l'exception déjà con-

nue et offerte par certains Arthropodes tels que les *Cloportes*, les *fenillets* et les organes embryonnaires. Mais, l'amas nutritif ne reste point nu; il contient encore une certaine quantité de vitellus évolutif, qui se porte à la péri-

Fig 94-99

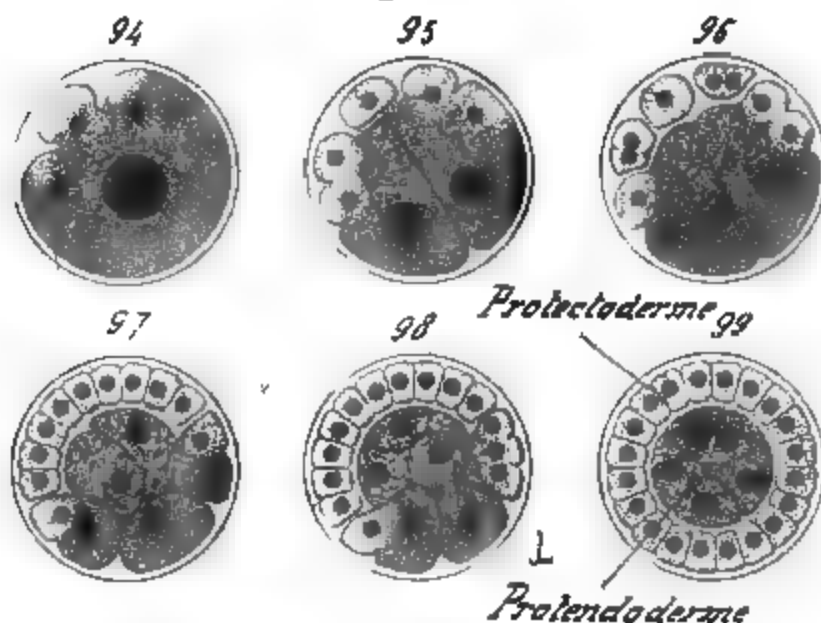


Fig. 94, 95, 96, 97, 98, 99. — *Génèse d'une planule indirecte*; comparer aux figures 88-93, qui donnent le relief, alors que les figures présentes expriment les mêmes phénomènes d'une manière diagrammatique et d'après des coupes médianes. Mêmes explications que pour les figures 88-93, p. 138. — Dans le présent tableau, le blastolécithe ou vitellus évolutif est représenté en clair, et le deutolécithe ou vitellus nutritif en foncé. Ces dessins ont pour objet de montrer que les micromères, constitués par du blastolécithe, ne se multiplient pas par leurs propres moyens, mais se dégagent successivement et avec régularité des macromères deutolécithiques. En 99, la planule est complète; les micromères, tous périphériques, constituent le *protodermis* par leur union, et les macromères internes composent de même le *protodermis*. — Comparer aux figures 83-85, p. 134, qui représentent une planule formée directement, et dont la délimitation des feuilletts blastodermiques définitifs s'effectue par le procédé indiqué dans les figures 86 et 87, p. 136.

phérie de l'ovule tout comme dans le premier cas, enveloppe régulièrement le deutolécithe en partant de la cicatricule, et se convertit à mesure en cellules. Seulement, comme le deutolécithe ne contient aucun noyau, les éléments nucléaires de ces cellules leur sont fournis de proche en proche par les blastomères de la cicatricule; les divisions du noyau s'effec-

tuent pendant que le blastolécithe marginal de la cicatricule, avec celui parvenu à la surface de l'œuf, sont constitués par une masse protoplasmique qui ne contient aucune membrane et n'est pas encore partagée en cellules.

En résumé, et dans tous les œufs qui produisent des planules indirectes, le blastolécithe ne s'isole pas en entier, d'un seul coup, pour évoluer ensuite par ses propres moyens, sans rien emprunter aux parties restantes; il se sépare peu à peu et régulièrement du deutolécithe avec lequel il est mélangé, cette séparation étant d'autant plus hâtive que le vitellus nutritif est plus abondant. Il se porte à l'extérieur de ce deutolécithe, qu'il recouvre progressivement, et se convertit à mesure en blastomères.

Les noyaux de ces blastomères proviennent toujours de noyaux préexistants, qui dérivent eux-mêmes du noyau fécondé, soit que celui-ci se trouve situé vers le centre de l'œuf et au milieu du deutolécithe, soit qu'il se place dans la cicatricule périphérique.

En aucun cas, et contrairement aux observations déjà anciennes faites par divers auteurs avant que les recherches relatives à la division cellulaire ne soient bien complètes, les noyaux ne prennent spontanément naissance dans la substance même du vitellus.

Les planules indirectes, tout comme les précédentes, comprennent deux groupes : les *planules cytolaires* et les *planules lécithiques*. Les premières sont assez fréquentes chez les *Mollusques lamellibranches* et *gastéropodes*, qui en offrent d'excellents exemples. Les œufs fécondés subissent une segmentation totale et inégale, l'inégalité étant d'autant plus nette que la teneur en deutolécithe est plus grande, et s'accroissant d'ordinaire avec les progrès de la segmentation. Les petits blastomères enveloppent rapidement le vitellus nutritif, qui se divise en nombre restreint de gros éléments nucléés; il existe une grande diversité, suivant les types d'animaux, dans les rapports de taille et dans la quantité de ces deux sortes de blastomères, et on la conçoit aisément



sans qu'il soit utile d'insister à cet égard. Au moment où les grosses cellules internes sont entourées par les autres, la phase de planule indirecte, munie de ses deux feuillets primordiaux, est atteinte; l'ensemble des blastomères extérieurs constitue le protectoderme, et celui des blastomères internes représente le protendoderme.

Il faut distinguer, parmi les *planules indirectes lécithiques*, deux types principaux, qui tiennent aux deux groupes des œufs à segmentation partielle. Ces œufs sont naturellement les seuls à produire de telles planules; et les uns sont privés de cicatricules (œufs centrolécithes des Insectes) alors que les autres en possèdent une (œufs télolécithes); les phénomènes diffèrent suivant le cas.

Le vitellus évolutif est, dans les œufs centrolécithes des Insectes et de quelques types voisins, intimement mélangé au deutolécithe avant que la fécondation s'effectue. Cette opération achevée, le noyau fécondé se divise en plusieurs parties dans l'intérieur même du vitellus, et chacun de ces fragments nucléaires s'entoure d'une certaine quantité de blastolécithe; il résulte de là que de véritables cellules nucléées s'organisent dans la substance même de l'ovule. Ces cellules se portent les unes après les autres, au fur et à mesure de leur apparition, vers la surface de l'œuf, et s'y multiplient; ce double phénomène de transport à l'extérieur et de multiplication a pour effet de couvrir progressivement la périphérie de l'ovule par une couche de blastomères. La phase planulaire se constitue au moment où cette action se termine. Seulement, comme le deutolécithe ne s'organise pas en éléments cellulaires, il est incapable, contrairement à celui des planules indirectes cytolaires, de fournir un feuillet blastodermique, celui-ci étant de toute nécessité constitué par des cellules; les blastomères périphériques représentent le blastoderme entier, qui se divise sur place en protectoderme et en protendoderme, et le vitellus nutritif qu'ils entourent sert à les nourrir durant les transformations qu'ils subissent. En somme, dans ces planules, le blastoderme entoure le deu-

tolécithe, et contribue seul à produire les feuillets et les organes embryonnaires (fig. 66-67, p. 111).

Les planules des œufs télolécithes se façonnent par un autre moyen. Ces œufs sont assez rares dans le règne animal, car quelques *Siphonophores*, les *Mollusques céphalopodes*, divers Crustacés tels que le *Cloporte*, et plusieurs Vertébrés, notamment les *Sélaciens*, les *Téléostéens*, les *Reptiles* et les *Oiseaux* sont presque les seuls à en offrir ; ils sont fort grands, cette amplitude étant la conséquence de l'accumulation en eux-mêmes du deutolécithe, et portent une petite cicatrice constituée par du vitellus évolutif. Cette cicatrice contient le prénoyau femelle avant que la fécondation ne s'effectue, et renferme le noyau fécondé après l'achèvement de cet acte ; elle se divise ensuite, et se partage en un certain nombre de blastomères qui tantôt se disposent en une seule assise, et tantôt se groupent en plusieurs couches superposées. Au fur et à mesure de cette évolution, les réserves alimentaires du vitellus nutritif passent dans le protoplasme des blastomères, qui augmentent ainsi leur masse ; aussi l'ensemble de ces cellules, tout en formant les organes embryonnaires, accroît sa taille à mesure que le deutolécithe réduit la sienne. De plus, durant ces transformations, une certaine quantité de blastolécithe, encore contenue dans le vitellus nutritif, se sépare de ce dernier, se porte en dehors de lui, et l'environne en partant des bords de la cicatrice ; la réserve vitelline est ainsi entourée par une couche de cellules. La phase planulaire est alors atteinte ; l'embryon se compose d'une série de blastomères, le blastoderme, qui entoure une masse vitelline compacte et nullement divisée en cellules. Tantôt le blastoderme se compose de plusieurs assises réparties de façon égale, et tantôt d'assises plus nombreuses en certaines régions qu'en d'autres ; dans ce dernier cas, le plus fréquent de beaucoup, la zone épaissie est située sur l'emplacement de la cicatrice primitive. Le phénomène, qui aboutit à la genèse d'un blastoderme continu, est lent à s'effectuer d'ordinaire ; les premières assises formées sont souvent divisées en feuillets, et ont même donné nais-

sance à quelques ébauches d'organes, alors que les dernières couches ne sont pas encore déposées à la surface de la vésicule vitelline (fig. 62-64, p. 109).

Le blastoderme des planules lécithiques, et tout aussi bien celui des planules directes que des indirectes, est donc placé dans la même situation que son correspondant des blastules ; seulement, au lieu d'entourer la cavité blastocœlienne, il enveloppe une masse de deutolécithe qui empêche toute invagination et toute dépression lui permettant de se diviser en feuillet. Ceux-ci doivent se délimiter sur place ; le blastoderme s'épaissit, augmente le nombre des assises qui le constituent, et la couche externe s'organise en un protectoderme pendant que l'ensemble des rangées internes représente le protendoderme. Les traits généraux de l'évolution reviennent toujours à ces données générales, mais avec des variations suivant les types.

Le blastoderme entier des embryons de *Cloportes*, et de quelques autres Arthropodes pourvus également d'œufs télolécithes, produit les feuillets par le moyen suivant ; étant constitué par un certain nombre de couches cellulaires emboîtées, l'externe de ces dernières devient le protectoderme, alors que les éléments des autres se dissocient plus ou moins, pénètrent dans le vitellus central, et forment le protendoderme. En somme, et sans insister davantage ici sur la genèse des feuillets et des organes, le blastoderme entier prend part à cette genèse.

Il n'en est pas ainsi dans les œufs télolécithes des autres animaux. Le blastoderme se divise en deux parties : l'une, située sur l'emplacement de la cicatricule et constituée par un grand nombre de blastomères ; l'autre, enveloppant le vitellus entier, sauf la région cicatriculaire, et composée d'une seule assise de cellules ou d'un petit nombre d'assises. La première, ou *zone embryonnaire*, produit seule les organes et les tissus ; la couche externe de ses éléments se convertit en protectoderme, et l'ensemble de ses rangées profondes en un protendoderme. La seconde, ou *zone vitelline*, se borne à entourer

l'amas de deutolécithe, à lui fournir une paroi, et ne joue pas d'autre rôle. Aussi la zone embryonnaire se perfectionne-t-elle sans cesse, alors que l'autre reste stationnaire ; celle-ci, jointe au vitellus, constitue une vésicule nutritive, la *vésicule vitelline*, appendue à la face inférieure de l'embryon ; elle diminue peu à peu de volume, jusqu'à disparaître complètement au moment où le jeune être atteint l'état parfait (fig. 65, p. 110).

Cette disparition du deutolécithe est le résultat d'une absorption par les cellules de l'embryon ; le vitellus nutritif, étant privé de noyaux, ne se convertit pas en éléments cellulaires ; toutes les cellules du corps proviennent du blastoderme, et de lui seul. Tel n'est pas cependant l'avis de plusieurs embryogénistes, et notamment celui de His, dont l'opinion a été fort goûtée durant un certain temps. Pour cet auteur, certains tissus sont bien engendrés par le blastoderme qu'il désigne sous le nom d'*archiblaste*, mais non les tissus conjonctifs ou *parablastiques*, qui seraient produits par une partie du vitellus. His a raison en donnant aux tissus conjonctifs une origine différente de celle des autres ; mais il a tort en accordant à ce mésenchyme, et par suite aux éléments qu'il engendre, une provenance vitelline et non blastodermique. Le blastoderme et les feuilletts qui naissent de lui constituent la source génétique de tous les éléments cellulaires ; l'unique fonction du deutolécithe est celle d'une réserve alimentaire.

VI. RÉSUMÉ GÉNÉRAL. — Les notions précédentes, qui ont trait à la délimitation des feuilletts blastodermiques primordiaux, du protectoderme et du protendoderme, aux dépens du blastoderme, et à la constitution de ce dernier par les blastomères issus de l'œuf fécondé, sont résumées dans le tableau suivant ; elles se réduisent du reste à deux modes principaux : le mode blastulaire ou blastulation, et le mode planulaire ou planulation :

Blastulation.	{	CYTULATION.	{	Mésenchymateuse.....	{	Œufs alécithes
				Epithéliale.....		et œufs panlécithes
Planulation.	{	GASTRULATION.	{	Invaginante.....	{	à segmentation égale
				Incurvante. ....		ou peu inégale.
{	DIRECTE.	{	Cytulaire. ....	Lécithique. Œufs holoblastiques.	{	Œufs
	INDIRECTE.	{	Lécithique....	{	Œufs méro-blastiques.	centrolécithes.
						Œufs télolécithes.
						Œufs à segmentation totale et inégale.

### § 5. Feuilletts blastodermiques définitifs.

I. GÉNÉRALITÉS. — La première phase du développement embryonnaire, qui suit la segmentation chez tous les Métazoaires, a pour effet de produire les deux feuilletts blastodermiques primordiaux, le protectoderme et le protendoderme. Ceux-ci engendrent à leur tour, dans la phase qui vient immédiatement après la précédente, les feuilletts blastodermiques définitifs ; ces derniers sont au nombre de trois, et se disposent ainsi en allant de dehors en dedans : l'*ectoderme*, le *mésoderme* et l'*endoderme*. Ces assises donnent à leur tour naissance aux organes de l'individu, par le moyen d'ébauches qui compliquent sans cesse leur structure ; mais quelle que soit l'ampleur des modifications qu'elles subissent, elles conservent toujours leur situation relative. Aussi est-il possible de trouver, dans les appareils organiques de tous les Métazoaires adultes, une disposition concordante avec celle des assises embryonnaires dont ils proviennent.

L'*ectoderme* n'est autre qu'une persistance, soit en totalité, soit en partie, du protectoderme ; il en est de même pour l'*endoderme* par rapport au protendoderme. Le *mésoderme* seul est une formation nouvelle ; il provient, suivant les groupes, tantôt du protectoderme, tantôt du protendoderme, et jamais des deux ensemble ; parfois, il est vrai, le feuillet primordial qui n'est pas directement intéressé dans cette évolution peut fournir un appoint à l'autre, mais ce surcroît, lorsqu'il existe, n'a pas d'importance réelle, et il est permis

de le passer sous silence. Le protendoderme fournit le mésoderme et l'endoderme chez tous les Cœlomates, et sans doute aussi chez les Spongiaires, le protectoderme se bornant à donner l'ectoderme définitif ; par contre, le protendoderme des Cœlentérés autres que les Spongiaires se convertit simplement en endoderme, alors que les deux autres feuillets, l'ectoderme et le mésoderme, sont engendrés par le protectoderme. En somme, et quel que soit le cas, les changements les plus importants tiennent à l'apparition et au développement d'une assise supplémentaire, le mésoderme ; cette évolution s'effectue aux dépens de l'un des deux feuillets primordiaux, la partie restante de ce feuillet se transformant sur place, avec l'autre couche blastodermique initiale, en ectoderme et en endoderme. Les procédés qui entraînent la production de ces derniers sont donc aisés à concevoir, et il est inutile d'insister à leur égard ; le mésoderme seul doit être examiné avec détails, et cela d'autant mieux qu'il occupe souvent dans l'organisme une place prépondérante.

Les feuillets primordiaux naissent de manières diverses, et le paragraphe précédent permet d'avoir sur ce sujet des notions assez nettes. Leur mode d'origine exerce naturellement une influence sur la genèse des feuillets définitifs, du mésoderme et des deux autres. — Il est permis de considérer comme homologues à eux-mêmes l'ectoderme ou l'endoderme de tous les Métazoaires ; le premier dérive toujours du protectoderme et limite la surface du corps ; le second provient constamment du protendoderme et entoure la cavité intestinale. Une telle homologie existe aussi pour le mésoderme, mais elle a une portée moindre, car elle ne s'étend pas à toute la série animale ; ce feuillet est bien placé sans aucune exception, et comme son nom l'indique, entre les deux autres, mais il possède des origines différentes ; tantôt le protectoderme le produit, et tantôt le protendoderme. Même dans ce dernier cas, ses débuts diffèrent d'un groupe à l'autre. On est donc obligé d'admettre que, contrairement à ce qu'il en est pour l'ectoderme et pour l'endoderme, le mésoderme

n'est pas homologue à lui-même dans toute la série des Métazoaires.

Mais, si cette homologie est restreinte pour ce qui touche à tous les animaux pluricellulaires, en revanche elle existe réellement dans l'étendue entière de chaque embranchement naturel et même de chaque groupe d'embranchements. Cette notion est encore le sujet de controverses entre embryologistes ; il est indiscutable cependant — si l'on veut bien juger sainement des choses en suivant la série des faits qui altèrent la série des phénomènes embryonnaires, c'est-à-dire en remontant sous ce rapport des types les plus simples d'un embranchement aux plus élevés — que l'origine du mésoderme ne varie pas dans cet embranchement entier, bien que l'état sous lequel ce feuillet apparaît et la manière qu'il emploie pour évoluer soient parfois fort différents. L'origine du mésoderme est une dans chaque groupe naturel, et ne subit point de changements ; la science actuelle permet d'assurer que, si elle s'effectue, chez quelques représentants d'un groupe, par le protectoderme, elle ne cesse pas de se manifester de même chez les autres, et des considérations semblables s'appliquent également au protendoderme.

Dans certains cas, il est vrai, des difficultés d'observation empêchent de bien voir aux dépens de quel feuillet primordial prend naissance le mésoderme. Si l'origine ne varie point, il n'en est pas de même pour la manière d'après laquelle ce dernier se développe, et la diversité est souvent excessive à cet égard. Ces dissemblances de procédé découlent ici, comme celles déjà connues pour la genèse du blastoderme, de la teneur de l'ovule en vitellus nutritif. Si l'œuf renferme une minime quantité de ce deutolécithe, les ébauches du mésoderme consistent en quelques cellules aisément reconnaissables, qui se séparent entièrement de leur feuillet générateur, et évoluent pour leur propre compte. Mais les choses changent lorsqu'il s'agit d'ovules riches en éléments nutritifs, et se modifiant par suite d'après le mode planulaire ; les couches blastodermiques primordiales se

multiplient activement, et ne sont pas toujours nettement limitées sur toute leur étendue ; les ébauches mésodermiques, souvent représentées par une agglomération serrée et parfois considérable de blastomères, ne se distinguent pas très bien de la région qui leur donne naissance. Partant, suivant la méthode employée par l'observateur, les résultats sont différents, et il ne faut pas trop s'étonner des divergences qui s'établissent parfois entre les auteurs. Cependant les procédés précis dont dispose la technique moderne ont permis d'élucider certaines questions obscures, d'atténuer les opinions trop disparates, et de démontrer l'unité réelle de l'origine du mésoderme dans chaque embranchement.

Les Vertébrés offrent un excellent exemple à cet égard. Le feuillet moyen de l'*Amphioxus*, le plus simple d'entre eux, est tout entier produit par le protendoderme ; le fait est ici évident. Or, plusieurs naturalistes, qui ont étudié le développement d'autres représentants du groupe, celui des Oiseaux par exemple, disent avoir observé que le mésoderme provient de l'ectoderme. Si cela était exact, on en viendrait à croire que le feuillet moyen est capable d'avoir deux origines différentes dans un même embranchement, et, par suite, qu'il n'est jamais homologue à lui-même. Mais cette opinion est erronée ; le feuillet moyen des Oiseaux est engendré par le protendoderme tout comme celui de l'*Amphioxus* ; seulement, lorsqu'il apparaît, il est constitué par un amas compact de nombreuses cellules dont plusieurs sont placées contre les éléments du protectoderme, auxquels elles ressemblent. Cette similitude d'aspect avait fait admettre à tort une appréciation inexacte ; et le fait qui vient d'être signalé pour les Oiseaux se retrouve dans les œufs télolécithes des autres Vertébrés et des autres animaux.

Au reste, il suffit de suivre, conformément à la méthode invariable que l'on doit apporter dans les études d'embryologie, la série des altérations offertes par les phénomènes évolutifs, et cela en partant des représentants les moins élevés de l'embranchement, pour savoir sûrement à quoi s'en



tenir. Parmi les Vertébrés, l'Amphioxus montre avec une grande netteté la genèse de son mésoderme. Les faits sont un peu plus complexes chez les Cyclostomes et les Amphibiens ; l'ébauche de ce feuillet, constituée par un assez grand nombre de cellules qui se séparent du protendoderme, se confond en partie avec le protectoderme sur les bords de l'entéropore. Les Sélaciens donnent plus de difficultés encore pour saisir la valeur réelle des phénomènes, car leurs ébauches mésodermiques sont, au moment de leur apparition, plus volumineuses que dans le cas précédent.

Enfin, chez les Téléostéens, les Reptiles et les Oiseaux, il est nécessaire de recourir aux premières phases de la segmentation pour connaître l'origine réelle du mésoderme ; le blastoderme, constitué à peine par trois ou quatre assises de cellules, se divise en protectoderme et protendoderme ; puis, tout en se multipliant avec activité, et les blastomères étant presque tous semblables, le protendoderme se partage sur place en mésoderme et endoderme.

L'exposé rapide donné pour les Vertébrés peut être dressé pour tous les autres embranchements, en suivant toujours la méthode allant du simple au complexe, qui est un guide sûr en pareille occurrence. En somme, l'origine du mésoderme est une dans chaque groupe naturel ; ce feuillet est toujours homologue à lui-même, car il dérive constamment d'une seule des couches blastodermiques primordiales. Les différences que l'on constate parfois dans le mode d'apparition du mésoderme résultent d'altérations apportées par la présence d'un deutolécithe plus ou moins abondant ; de même que, dans la segmentation et dans la genèse du blastoderme, le deutolécithe substitue un développement massif et compact à une évolution plus simple et plus nette. Et comme les considérations déjà exposées dans les précédents paragraphes ont établi que le vitellus nutritif se borne, par sa présence, à modifier les procédés sans toucher à l'homologie réelle, il est permis d'admettre la relation suivante : l'origine du mésoderme, et en général des trois feuillets blastodermi-

ques, chez les types inférieurs d'un embranchement naturel, est aussi celle des autres types du même embranchement.

Les notions relatives aux feuilletts primordiaux, en ce qui tient aux changements apportés dans leur formation par le vitellus nutritif, sont encore applicables au mésoderme. Ce dernier apparaît, suivant les groupes, d'après plusieurs procédés distincts ; et cependant les altérations produites par la présence d'un deutolécithe abondant sont toujours les mêmes. Quel que soit le début du mésoderme chez les êtres qui offrent à cet égard le mode le plus primitif, la modification due au deutolécithe ne varie pas ; elle a pour effet de remplacer la manière simple par la manière massive. Ainsi, deux embranchements étant donnés, tels que les types inférieurs de l'un engendrent leur mésoderme par un procédé différent de celui offert par leurs correspondants de l'autre, les types supérieurs de tous les deux, dont les ovules contiennent une grande quantité de vitellus nutritif, produisent pourtant ce feuillet par le même moyen ; ils lui donnent naissance sur place, d'après un mode massif, en séparant d'une couche blastodermique primordiale un amas cellulaire compact.

Aussi, dans l'étude des procédés employés par les embryons des Métazoaires pour produire leur mésoderme, les modes les plus simples, qui s'effectuent dans les ovules pauvres en réserves nutritives, sont-ils ceux dont l'examen est le plus important. Ces modes étant connus, caractérisés, et distingués les uns des autres, il est aisé de concevoir les changements que l'appoint du deutolécithe effectue en eux.

*Etats du mésoderme.* — C'est aux frères Hertwig qu'il faut attribuer le grand mérite d'avoir reconnu que le mésoderme de tous les Métazoaires se présente sous deux états : l'*état épithélial* et l'*état mésenchymateux*. Dans le premier, les ébauches du feuillet moyen sont disposées en couches épithéliales, c'est-à-dire en assises régulières de cellules juxtaposées, et les tissus qui proviennent d'elles sont arrangés d'une manière semblable. Par contre, le mésenchyme est

représenté, dès son début, par des éléments séparés les uns des autres au moyen d'une substance fondamentale qu'ils produisent eux-mêmes. L'origine et la manière d'être différent donc dans les deux cas.

Les choses étant ainsi, les auteurs précités en viennent à conclure que ces deux états répondent à des modalités distinctes l'une de l'autre, ne se confondant pas, et séparées dès le début des phases embryonnaires. Pour eux, le mésoderme n'est pas simple ; tantôt il se manifeste sous une forme épithéliale et tantôt sous une forme mésenchymateuse, celle-ci ayant une valeur égale à la première. Il existerait donc deux sortes de feuilletts moyens : le mésoderme épithélial et le mésoderme mésenchymateux, ayant tous deux même importance que les autres couches blastodermiques. En outre, le premier limite une cavité cœlomique ample, formée par un diverticule de l'entéron embryonnaire, alors que le second reste compact, ou bien se creuse d'espaces lacunaires dépourvus de toute connexion avec l'entéron et avec ses dépendances. Les frères Hertwig, poussant ensuite leur théorie jusque dans ses dernières conséquences, rassemblent les Métazoaires en deux groupes : les *Entérocoéliens*, munis d'un mésoderme épithélial, auquel s'ajoute parfois en surcroît un mésenchyme, et d'un cœlome d'origine entérique ; et les *Pseudocœliens*, dont le mésoderme, entièrement mésenchymateux, reste massif ou se creuse de lacunes éparses.

Les recherches effectuées durant ces dernières années ne permettent point d'accepter de telles conclusions dans leur intégrité ; il est exact que les tissus mésodermiques se présentent toujours d'après un groupement épithélial ou suivant une disposition mésenchymateuse ; mais il faut reconnaître que ces deux manières d'être correspondent seulement à des procédés de développement susceptibles de se remplacer, ou de se compléter, et non à des états primordiaux. Dans leur opinion, les frères Hertwig n'établissent aucune différence entre le mésoderme des Cœlentérés et celui des Cœlo-

mates; pourtant, le premier est compact dès son apparition première et reste toujours ainsi, alors que le second se creuse tôt ou tard d'espaces vides, qui ne communiquent pas avec la cavité intestinale, quelle que soit leur origine. Ce double aspect du mésoderme des Métazoaires est donc la première notion qui s'impose dans une étude des feuillet.

Au surplus, il n'existe dans le mésoderme des Cœlomates aucune relation précise entre l'origine du cœlome et la disposition de l'assise moyenne. Le cœlome débute de deux manières: ou bien il est produit par des dépressions de l'entéron larvaire, et il est alors un *entérocoele*; ou bien il se perce dans l'amas des cellules mésodermiques sans jamais communiquer avec l'entéron, et on le nomme *schizocœle* dans ce cas. Quel que soit son commencement, la cavité cœlomique est toujours entourée par les tissus du feuillet moyen; or, les deux dispositions propres à ces derniers se réalisent pour chacun des types de cœlome, et l'on ne remarque nullement que le schizocœle soit lié à un mésenchyme, ni que l'entérocoele soit toujours limité par un mésoderme épithélial. Les frères Hertwig admettent bien que les abréviations du développement embryonnaire sont capables de modifier cette évolution, et de faire naître un entérocoele par les moyens employés pour les schizocœles; mais ce sont là des suppositions qu'aucun fait ne démontre.

Une autre série de considérations contribue pour sa part à donner aux formes du mésoderme une valeur bien subjective. Il n'est pas rare de voir, dans l'embryologie de certains animaux, un feuillet moyen débutant par l'un des deux états, pour se compléter et s'achever suivant le second. Ainsi, la plupart des *Annélides* produisent l'ébauche de leur mésoderme suivant le type mésenchymateux; puis une partie de ce mésenchyme, située dans la région anale, s'accroît plus vite que ses voisines, et engendre le mésoderme définitif d'après le mode épithélial. Les *Tuniciers* montrent le phénomène inverse; les premiers éléments de leur mésoderme sont disposés en un amas épithélial compact; puis ils se

dissocient, se séparent les uns des autres, et achèvent leur évolution suivant le mode mésenchymateux. Parfois même les deux sont réunis ; tels les *Vertébrés*. Le feuillet moyen de ces animaux est d'abord constitué par des assises épithéliales ; certaines des cellules appartenant à ces couches se séparent d'elles, s'insinuent entre le mésoderme d'un côté et l'ectoderme ou l'endoderme de l'autre, et s'y multiplient comme éléments mésenchymateux. L'embryon possède donc deux sortes juxtaposées d'assises moyennes, qui produisent des tissus côte à côte, et se mélangent de diverses manières sans se confondre ; le mésoderme épithélial donne naissance aux muscles du corps, et le mésenchyme au tissu conjonctif ainsi qu'aux fibres musculaires des viscères.

Enfin les frères Hertwig, considérant toujours ces deux états qu'ils associent d'une manière trop forcée aux deux origines du coelome, comme les vrais types primordiaux du développement du mésoderme, se servent d'eux pour base d'une classification générale. Les notions précédentes montrent déjà que cette opinion ne paraît pas exprimer la réalité des choses ; la considération suivante aboutit à un résultat identique. On voit parfois deux animaux voisins, appartenant au même groupe naturel, à la même classe dans certains cas, constituer leur mésoderme par des procédés différents ; ainsi, parmi les *Annélides*, les unes ébauchent et développent leur feuillet moyen suivant le mode épithélial, et d'autres par un mésenchyme. La certitude s'impose dès lors que ces particularités sont relativement secondaires, susceptibles de variations assez étendues, capables de se transformer l'une dans l'autre ; elles correspondent à des procédés de développement, et non à des états entièrement et constamment distincts.

Il n'en est pas ainsi pour le coelome, pour la cavité ou les cavités qui se creusent dans le mésoderme. Son absence ou sa présence, et, dans ce dernier cas, sa genèse entérocoelienne ou schizocoelienne sont autant de phénomènes des plus importants à cause de leur constance et de leur généralité. Les

diverses manières d'être de cet espace sont autant de faits primordiaux, qui s'établissent au début même de l'évolution embryonnaire, et doivent être cités tout d'abord dans une étude des feuillet ; les procédés employés par le feuillet moyen pour s'organiser ne viennent qu'ensuite.

*Des états du cœlome.* — Le mésoderme est tantôt compact, c'est-à-dire privé de toute cavité, et tantôt creusé d'un ou de plusieurs espaces, séparés de l'entéron chez l'adulte, et renfermant un liquide plasmique pourvu ou non d'éléments figurés ; dans le premier cas, il est un *pléomésoderme*, et un *cœlomésoderme* dans le second. Le pléomésoderme est propre aux COÉLÉNTÉRÉS ; il est d'ordinaire moins épais que le cœlomésoderme, et les échanges nutritifs se produisent dans son intérieur par diffusion de cellule à cellule. Par contre, le cœlomésoderme est caractéristique des COÉLOMATES ; la cavité, ou l'ensemble des cavités dont il est percé, porte le nom de *cœlome*, et le liquide contenu dans ce cœlome sert à transporter, mieux que ne le ferait un tissu solide, les substances nutritives dans les diverses parties de l'organisme.

Le cœlome est parfois *simple*, parfois *multiple* ; le premier est constitué par une seule vaste cavité, ou par un petit nombre d'amples espaces ; le second est représenté par un ensemble de petites cavités percées dans l'intérieur du corps, et communiquant d'ordinaire les unes avec les autres ; aussi est-il permis de donner à l'un le nom de *cœlome oligocœlien* ou d'*oligocœlome*, et à l'autre celui de *cœlome polycœlien* ou de *polycœlome* (fig. 26-28, p. 80).

Le premier est toujours limité par un mésoderme épithélial, ou par un mésoderme mésenchymateux creusé de quelques espaces fort larges ; la présence du second concorde toujours avec celle d'un mésenchyme nettement caractérisé. Ce dernier est tantôt *homogène* et tantôt *hétérogène*. Les cœlomes polycœliens sont homogènes lorsque les cavités qu'ils contiennent sont peu dissemblables les unes des autres ; il en est ainsi, par exemple, chez la plupart des *Mollusques*

*lamellibranches* et des *Plathelminthes*. Seulement, pour le cas des *Plathelminthes*, les cavités cœlomiques, ou lacunes, sont toutes de forme irrégulière, alors que celles des *Lamellibranches* s'abouchent les unes avec les autres, et se combinent pour constituer un appareil complexe, tubuleux et ramifié, qui parcourt le mésoderme entier et distribue partout le liquide nourricier qu'il contient. Le cœlome des *Plathelminthes* est *diffus*, tandis que celui des *Lamellibranches* est *régulier*. Les cœlomes polycœliens et hétérogènes offrent quelque chose de plus ; l'un de leurs espaces, placé autour des viscères principaux, devient énorme par rapport aux autres assemblés en un système lacunaire, et s'isole de manière à ne plus communiquer avec eux. L'ensemble du cœlome se compose donc de deux parties : l'une constituée par des lacunes petites et nombreuses, l'autre par cette ample cavité périviscérale. Celle-ci simule un cœlome oligocœlien tout en étant une dépendance d'un cœlome polycœlien, et mérite, en conséquence, l'expression de *deutocœlome*, qui servira à la désigner. Il en est ainsi, par exemple, chez les *Mollusques céphalophores*, et notamment chez les *Gastéropodes* et les *Céphalopodes* ; le deutocœlome de ces animaux est l'espace nommé d'ordinaire *cavité générale* de leur corps.

Ces considérations s'appliquent seulement au cœlome considéré en lui-même, et non à sa répartition dans les divers organismes. Il faut, sous ce dernier rapport, distinguer deux types : le *cœlome unique* et le *cœlome double*. Le premier existe seul ; le second se compose d'un cœlome oligocœlien et d'un cœlome polycœlien juxtaposés, c'est-à-dire placés côte à côte dans le même corps et indépendants l'un de l'autre.

Le cœlome simple comprend à son tour deux types, suivant qu'il est *oligocœlien* ou *polycœlien* ; les *Chaetognathes* constituent un excellent exemple du premier, et les *Mollusques* du second. Le cœlome double se divise également en *simple* et en *complexe*. Le premier se compose d'un oligocœlome, ou d'un polycœlome, auquel s'ajoutent un petit nombre d'espaces réguliers, ayant la forme de vaisseaux tubulaires ;

ceux-ci, tout en s'abouchant entre eux, ne communiquent pas avec le cœlome auquel ils sont adjoints. Tel est le cas de beaucoup de Vers; les *Némertines*, par exemple, possèdent à la fois un polycœlome mésenchymateux et des vaisseaux sanguins; la plupart des *Annélides*, les *Echiuriens*, les *Phoronidiens*, etc., montrent un oligocœlome et des vaisseaux sanguins, ceux-ci étant indépendants de celui-là et ne communiquant pas avec lui. Le cœlome double et complexe comprend un oligocœlome, plus un polycœlome représenté par un grand nombre de cavités creusées dans un abondant mésenchyme; tels sont les *Vertébrés*, dont l'oligocœlome est représenté par la cavité abdominale et ses dépendances, et le polycœlome par l'ensemble des vaisseaux sanguins et lymphatiques.

Quel que soit le mode sous lequel se manifeste le cœlome double, la grande cavité ou les grandes cavités de l'oligocœlome constituent ce que l'on nomme d'habitude la *cavité générale du corps*; les vides, rares ou abondants suivant les types, et ajoutés aux précédents, sont dits des *sinus* ou des *vaisseaux*. Ces deux sortes d'espaces, remplis par un liquide et creusés dans le mésoderme, ne communiquent pas entre elles. Les cœlomes simples et oligocœliens sont également désignés par l'expression de *cavité générale*, dans le sens strict du mot; de même, les deutocœlomes sont décrits d'habitude sous le nom de *cavités générales*.

Les notions précédentes, malgré leur caractère très abstrait, sont assez compréhensibles si l'on veut bien se représenter, sous une forme simple et presque schématique, l'aspect et les relations des cavités creusées dans le mésoderme des Cœlomates. Elles sont cependant incomplètes et pourraient donner lieu à des assimilations inexactes, si on les considérait seules; il était utile néanmoins de les établir, afin de préciser par quelques expressions brèves des organisations parfois complexes, et d'éviter ainsi les périphrases et les répétitions; l'exposé du développement du feuillet moyen et du cœlome sera par ce moyen plus aisé à montrer. L'étude



de ce développement est, en effet, le point important; c'est lui qui explique l'origine des divers aspects signalés plus haut, les place dans leur véritable jour, et signale leurs affinités réelles; c'est lui, par suite, qu'il est nécessaire de suivre.

*Du blastocœle.* — Les particularités relatives au blastocœle, c'est-à-dire à la cavité qui se transmet parfois de la blastule à la gastrule et se trouve ainsi conservée en plus ou moins grande partie, ont été passées sous silence; il est bon cependant d'avoir au préalable quelques données sur elles. Le blastocœle disparaît complètement dans le cas du pléomésoderme des Coelentérés, et l'adulte n'en montre aucun vestige. Pour ce qui est du cœlomésoderme des Coelomates, tantôt cet espace est entièrement comblé, tantôt il persiste, et il faut à cet égard distinguer plusieurs cas. Le mésoderme est, en effet, le feuillet moyen, c'est-à-dire l'assise placée entre l'ectoderme et l'endoderme; or le blastocœle, s'il existe encore dans la gastrule et dans les phases suivantes, est une cavité qui sépare également le premier du second; partant, le mésoderme se développe dans l'intérieur de cette cavité et la comble. Tantôt ce remplissage est complet, et le blastocœle s'efface entièrement; tantôt une portion plus ou moins grande de ce dernier persiste, suit l'accroissement général du corps, et produit quelques-unes des cavités que l'on trouve dans l'organisme définitif.

La cavité blastocœlienne disparaît toujours et complètement lorsque le mésoderme contient un cœlome oligocœlien unique, comme celui des *Chætognathes*, par exemple. Par contre, dans le cas de cœlome polycœlien unique, le blastocœle persiste en partie durant les premières phases du développement; il contient le mésoderme, dont les éléments se dissocient et s'organisent en un feuillet mésenchymateux, pendant que les vides blastocœliens deviennent à leur tour les cavités ou lacunes de ce mésenchyme.

Dans le cas de cœlomes double et simple, les vaisseaux sanguins correspondent d'ordinaire à des espaces blastocœ-

liens qui ont persisté; le mésoderme, en se développant, ne remplit pas le blastocœle entier, et les portions restantes constituent les vaisseaux. Il en est de même pour les cœlomes doubles et complexes. Le blastocœle des embryons ne disparaît pas d'une manière complète; des vides persistent qui dérivent de lui, et se remplissent d'un mésenchyme abondant; ce dernier ne comble pas tous ces espaces, qui s'amplifient à mesure que lui-même augmente sa masse. Finalement, il se trouve dans le corps un mésenchyme volumineux, dont les cavités sont d'origine blastocœlienne; celles-ci composent par leur union un appareil circulatoire plus ou moins compliqué, et le mésenchyme se transforme en un tissu conjonctivo-musculaire. Tels sont, par exemple, les *Vertébrés* et les *Echinodermes*.

*Résumé général.* — Ces longues énumérations de faits et d'abstractions peuvent être résumées en peu de mots, ou même en quelques tableaux, car elles roulent sans cesse autour des divers états du mésoderme et du cœlome.

Mésoderme considéré	{	En lui-même.....	{	Épithélial.....	Ex. : <i>Chœtognathes</i> .			
				Mésenchymateux.	Ex. : <i>Mollusques</i> .			
				Dans sa répartition.	{	Simple.	Épithélial.....	Ex. : <i>Chœtognathes</i> .
							Mésenchymateux.	Ex. : <i>Mollusques</i> .
Cœlome considéré	{	En lui-même.	{	Double.....	Ex. : <i>Vertébrés</i> .			
					Simple ou oligocœlome....	Ex. : <i>Chœtognathes</i> .		
				Multiple ou Poly- cœlome.	{	Homogène.	Diffus...	Ex. : <i>Plathelminthes</i>
							Régulier.	Ex. : <i>Lamellibranches</i> .
						Hétérogène, avec deu- tocœlome....	Ex. : <i>Gastéropodes</i> .	
							Absent. Pléomésoderme des Cœlentérés.	{
				Polycœlome des <i>Mollusques</i> .				
				Simple.	Ex. : <i>Annélides</i> .			
					Complexe.	Ex. : <i>Vertébrés</i> .		

Connaissant ainsi le mésoderme et le cœlome dans leurs divers états, il est désormais plus facile de rechercher l'origine exacte de ces états, et de trouver par là leurs affinités réelles, d'arriver à une conception précise du feuillet moyen. Cette étude est divisée en trois paragraphes, dont le premier est consacré au pléomésoderme des Cœlentérés, et dont les deux autres traitent du cœlomésoderme. Ce dernier possède deux origines : ou bien il est formé par des *initiales* qui se détachent du protendoderme, et son cœlome est un schizocœle ; ou bien il dérive de *diverticules* émis par l'entéron, limités par le protendoderme, et, dans ce cas, le cœlome est un entérocoœle. Le cœlomésoderme schizocœlien sera étudié dans le second paragraphe, et le cœlomésoderme entérocoœlien dans le troisième. Quels que soient leurs débuts, ces deux sortes de feuillets moyens dérivent constamment, chez tous les Cœlomates, du protendoderme, et ne proviennent jamais du protectoderme. Des discussions fréquentes ont eu lieu à cet égard pour plusieurs groupes ; mais les études récentes tendent toutes à démontrer l'unité d'origine du mésoderme des Cœlomates. Le protendoderme de ces animaux, étant appelé à se partager en mésoderme et endoderme, mérite donc bien, mais pour les Cœlomates seuls, les noms de *mésendoderme* ou de *mésendoendoderme*, qui lui ont été donnés parfois.

II. PLÉOMÉSODERME. — Le pléomésoderme existe chez les seuls Cœlentérés, que sa présence constante sert à caractériser ; qu'il soit formé par une mince lamelle de substance fondamentale, comme chez les *Hydres* par exemple, ou qu'il se compose de tissus épais et variés comme celui des *Méduses* et des *Actinies*, ce feuillet moyen est constamment dépourvu de cavités propres. Il faut entendre par cette expression des espaces privés de toute communication directe avec l'entéron ou avec ses dépendances, car le mésoderme de ces êtres contient parfois des canaux ramifiés et souvent fort complexes ; mais ceux-ci sont des diverticules émis par

l'estomac, sont limités par l'endoderme, et n'ont rien de commun avec le mésoderme qu'ils pénètrent, si ce n'est leur rapport de contiguïté. L'absence de vides coelomiques et la compacité des tissus appartenant à l'assise moyenne font que l'échange des matériaux nutritifs s'effectue par diffusion; contrairement aux Coelomates, qui possèdent dans leurs cavités organiques indépendantes de l'intestin un liquide chargé de cette fonction.

Le pléomésoderme présente, suivant les embranchements, deux origines ; dans un cas, il provient du protendoderme, et du protectoderme dans l'autre. Le premier est particulier aux *Spongiaires*, le second aux *Hydrozoaires* et aux *Scyphozoaires*; dans ce dernier mode, et notamment pour les Hydrozoaires, le protendoderme est parfois intéressé en cette genèse, mais dans des proportions moindres que l'autre feuillet primordial. Il résulte de là une opposition manifeste entre les divers Coelentérés ; le protectoderme des larves des Spongiaires est simple, car il se convertit uniquement en ectoderme, alors que le protendoderme est une assise de valeur double, puisqu'elle fournit le mésoderme et l'endoderme ; par contre, le protectoderme des embryons de Scyphozoaires et d'Hydrozoaires est double, car il donne à la fois le mésoderme et l'ectoderme, tandis que le protendoderme reste simple, ou peu s'en faut.

Abstraction faite des différences qui s'établissent entre un feuillet compact et un feuillet creux, le mésoderme des Spongiaires est l'homologue de celui des Coelomates, puisque tous deux proviennent du protendoderme ; par suite, ils ne correspondent en rien à la couche moyenne des autres Coelentérés, si ce n'est par la situation dans le corps. Le protendoderme des Spongiaires, engendré par le mode cytulaire, est tout d'abord un mésenchyme ; cette nature mésenchymateuse subsiste pour le mésoderme entier, et ne disparaît jamais.

Le pléomésoderme des Hydrozoaires et celui des Scyphozoaires sont mésenchymateux dans leur début ; leurs éléments constitutifs prennent parfois, chez les *Actinies* notamment,

une disposition régulière qui les fait ressembler à des tissus de provenance épithéliale, alors qu'ailleurs la structure mésenchymateuse est conservée dans son intégrité. Les frères Hertwig se sont basés sur ces faits pour conclure à des différences d'origine ; des recherches récentes ont permis d'établir que le point de départ est toujours un mésenchyme.

Les jeunes embryons commencent par posséder leurs feuillet primordiaux, le protendoderme et le protectoderme, qui se touchent et s'accolent par leurs faces mises en présence ; puis, une lamelle de substance fondamentale, la *membrane propre*, apparaît entre ces deux couches ; elle s'épaissit de plus en plus tout en restant compacte. Certains Coelentérés d'organisation peu élevée, comme l'*Hydre*, en restent là ; les autres poussent leur évolution bien plus loin. Des cellules se détachent du protectoderme, et s'enfoncent dans cette substance en lui donnant ainsi la valeur d'un tissu complet ; celui-ci, toujours situé entre les deux assises primordiales, s'amplifie ensuite, moitié par ses propres forces, moitié par des emprunts faits encore au protectoderme durant un certain temps ; il prend une importance croissante, et représente le mésoderme. Étant donnée cette origine, les éléments de ce dernier sont séparés les uns des autres, et plongés dans une substance fondamentale qui les unit en un tout compact ; en somme, ce feuillet présente tous les caractères d'un véritable mésenchyme.

Le développement ultérieur de cette assise prête à des modifications diverses. Dans certains groupes, chez les *Méduses* et surtout chez les *Cténophores*, la substance fondamentale prend un accroissement considérable, qui est en rapport sans doute avec la forme générale de ces animaux et leur vie flottante ; la paroi du corps acquiert par ce moyen une épaisseur et une résistance plus grandes. Ailleurs, cette substance est en moins grande quantité ; telles sont les Actinies. Plusieurs des éléments conservent leur structure primitive et persistent comme cellules conjonctives, les autres se changent en fibres musculaires. Celles-ci ne sont pas toujours les seules parties

contractiles de l'organisme; l'endoderme parfois, et l'ectoderme souvent, modifient plusieurs de leurs cellules de manière à les convertir en fibres musculaires qui, dans ce cas, sont annexées au feuillet dont elles dérivent, ne se séparent point de lui, et gardent une disposition épithéliale. Il en est ainsi chez les *Actinies* par exemple, chez diverses *Méduses*, de telle sorte que les éléments contractiles de ces animaux possèdent deux origines, les uns étant formés par le mésenchyme initial qui provient du protectoderme, et les autres dérivant de l'ectoderme ou de l'endoderme.

III. COELOMÉSODERME SCHIZOCOELIEN. — Le coelomésoderme schizocoélien est un feuillet moyen propre à divers Coelomates, et creusé de *cavités qui sont toujours, depuis leur apparition jusqu'à leur état définitif, indépendantes de l'entéron*, ne communiquent jamais directement avec lui. Ce feuillet est toujours d'origine mésenchymateuse; il est engendré, en effet, par des cellules qui se détachent isolément de l'assise primordiale leur donnant naissance, et ne sont point réunies en une couche épithéliale continue. Au moment de leur formation, elles ne sont entourées que par une faible quantité de substance fondamentale, et cet état dure tant que leur multiplication est active; cette substance se développe ensuite, soit liquide, soit solide, suivant le cas, et en plus ou moins grande abondance d'après la nature de l'évolution. Il est permis de donner d'une façon générale le nom d'*initiales* aux cellules génératrices du coelomésoderme. Ces initiales augmentent en nombre; elles produisent ainsi des groupes cellulaires dans l'intérieur desquels se creusent les espaces dont l'ensemble constitue le coelome schizocoélien; ces groupes achèvent leur développement, tantôt d'après le procédé épithélial, tantôt d'après le type mésenchymateux.

Les initiales mésodermiques sont placées dans la cavité blastocoélienne. Cette situation est évidente lorsque les deux feuillets primordiaux ne sont pas accolés l'un à l'autre; il reste entre eux un vide, qui répond à une persistance du blas-

tocœle, et c'est dans ce vide que les initiales parviennent. La chose est moins nette lorsque ces deux feuillets sont juxtaposés ; il faut cependant concevoir que les ébauches de l'assise moyenne, étant intercalées au protectoderme et au protendoderme, occupent la position exacte du blastocœle ; si on les supprime par la pensée, il reste à leur place un vide qui équivaut, selon toute certitude, à un espace blastocœlien ; et, par suite, il est permis d'expliquer cet aspect, en admettant que les ébauches mésodermiques sont situées dans une cavité blastocœlienne qu'elles comblent entièrement.

Dans certains cas, chez les *Archiannelides* par exemple, chez les *Siphoncles* et quelques autres Trochozoaires, le cœlo-mésoderme schizocœlien évolue suivant le mode épithélial. Les groupes cellulaires, ou *bandelettes mésodermiques*, qui proviennent des initiales, se creusent de cavités ; celles-ci grandissent pendant que leurs parois acquièrent une disposition épithéliale, et remplissent peu à peu le blastocœle par le fait de cet accroissement ; la cavité blastocœlienne disparaît donc d'une manière complète, sauf plusieurs de ses vestiges qui persistent parfois pour former un appareil circulatoire réduit. Dans d'autres cas, de beaucoup les plus fréquents, ce même feuillet s'organise suivant le type mésenchymateux. Les groupes cellulaires qui dérivent des initiales se dissocient, soit en totalité, soit en partie ; les éléments qui s'isolent deviennent libres dans la cavité blastocœlienne, et s'y multiplient ; tout en agissant ainsi, ils cloisonnent cette cavité, et la divisent en un nombre variable d'espaces irréguliers, ou lacunes. Si une petite cavité comparable à celle du cas précédent s'est creusée dans l'un des groupes, elle se confond avec le blastocœle à cause de la désagrégation de ses parois. Finalement, tout se ramène à un ample espace interposé aux deux feuillets primordiaux, et découpé en lacunes par des travées formées de cellules mésodermiques ; ces deux sortes d'appareils, lacunes et travées, s'accroissent d'une manière parallèle, et aboutissent en définitive à produire un polycœlome.

Ainsi, lorsque l'évolution du cœlomésoderme schizocœlien est épithéliale, la cavité blastocœlienne disparaît en majeure partie; par contre, elle persiste et s'amplifie dans le cas où cette évolution est mésenchymateuse. Ces différences sont en réalité moins importantes qu'elles ne le paraissent. Les petites lacunes du polycœlome mésenchymateux ne sont point tout à fait des parties du blastocœle primitif; elles doivent être considérées comme des cavités creusées dans les groupes cellulaires du mésoderme, et surajoutées à ce blastocœle, avec lequel elles s'unissent et se confondent. Partant, la différence est minime avec le premier mode, où la cavité est également surajoutée au vide blastocœlien, avec cette différence qu'elle ne se confond pas avec lui et reste toujours indépendante; les distinctions à établir portent seulement sur l'existence des connexions jointe à la multiplicité des espaces cœlomiques dans un cas, et, dans l'autre, sur l'absence de ces connexions comme sur le petit nombre de ces mêmes espaces. Quoi qu'il en soit, ces derniers sont toujours des vides creusés dans les amas d'éléments mésodermiques, vides qui naissent semblables à des fentes, et qui grandissent ensuite pour se convertir en cavités souvent fort vastes; leur ensemble mérite donc le nom de *Schizocœle* qui lui est accordé.

Le cœlomésoderme schizocœlien est tantôt simple, tantôt contigu à un cœlomésoderme entérocoœlien qui ne se confond pas avec lui. Ce dernier cas est propre aux *Échinodermes* et aux *Vertébrés*, dont les initiales, qui doivent engendrer le mésoderme schizocœlien, proviennent parfois de l'endoderme et parfois du mésoderme entérocoœlien; il sera étudié dans le paragraphe suivant, et rentre dans le type du mésoderme double. Lorsque l'assise moyenne schizocœlienne est unique, et ce fait existe seulement chez les *Arthropodes* et les *Vers*, elle tire toujours son origine du protendoderme. Il convient alors de distinguer deux modes principaux, dont l'un est propre au premier de ces groupes, et l'autre au second; celui-ci est caractérisé par le fait que le protendo-



derme est un feuillet épithélial, tandis que dans celui-là le protendoderme est un feuillet mésenchymateux.

*Cœlomésoderme schizocœlien des Arthropodes.* — La genèse des assises blastodermiques de ces animaux prête encore à beaucoup d'ambiguïté; les brèves considérations qui suivent découlent des recherches les plus récentes. La segmentation de l'ovule a pour effet de produire, dans l'immense majorité des cas, une planule lécithique dont le blastoderme entier prend part à la naissance des feuilletts. De ce blastoderme se détachent des cellules qui pénètrent dans le vitellus, ou plutôt dans la zone sous-blastodermique de cette réserve nutritive, et représentent le protendoderme. Plusieurs de ces éléments, placés dans la région ventrale de l'embryon, se disposent hâtivement en deux couches épithéliales qui s'enfoncent dans le vitellus et vont à la rencontre l'une de l'autre; celles-là constituent l'endoderme définitif. Leur arrangement presque régulier a conduit plusieurs auteurs, les frères Hertwig entre autres, à considérer ce phénomène comme l'équivalent d'une gastrulation invaginante; les assises qui entrent dans l'intérieur de l'embryon pour former l'endoderme pouvant être assimilées à cette partie du blastoderme qui s'invagine dans la gastrulation; une telle comparaison ne peut être admise, puisque, sans insister sur d'autres faits, les cellules qui produisent ces deux rangées font partie, dès leur apparition, d'un protendoderme mésenchymateux.

Quant aux autres éléments, ils conservent leur disposition mésenchymateuse, et se placent entre l'endoderme et le blastoderme extérieur; celui-ci, après avoir donné les initiales du feuillet primordial interne, se convertit en ectoderme définitif. L'organisation du mésoderme en un mésenchyme ne cesse d'exister par la suite; des cavités schizocœliennes, qui s'arrangent pour constituer un appareil circulatoire, se creusent en lui, et l'abondant vitellus nutritif alimente l'embryon durant ces transformations. L'espace occupé par ce

# Fig.100-102

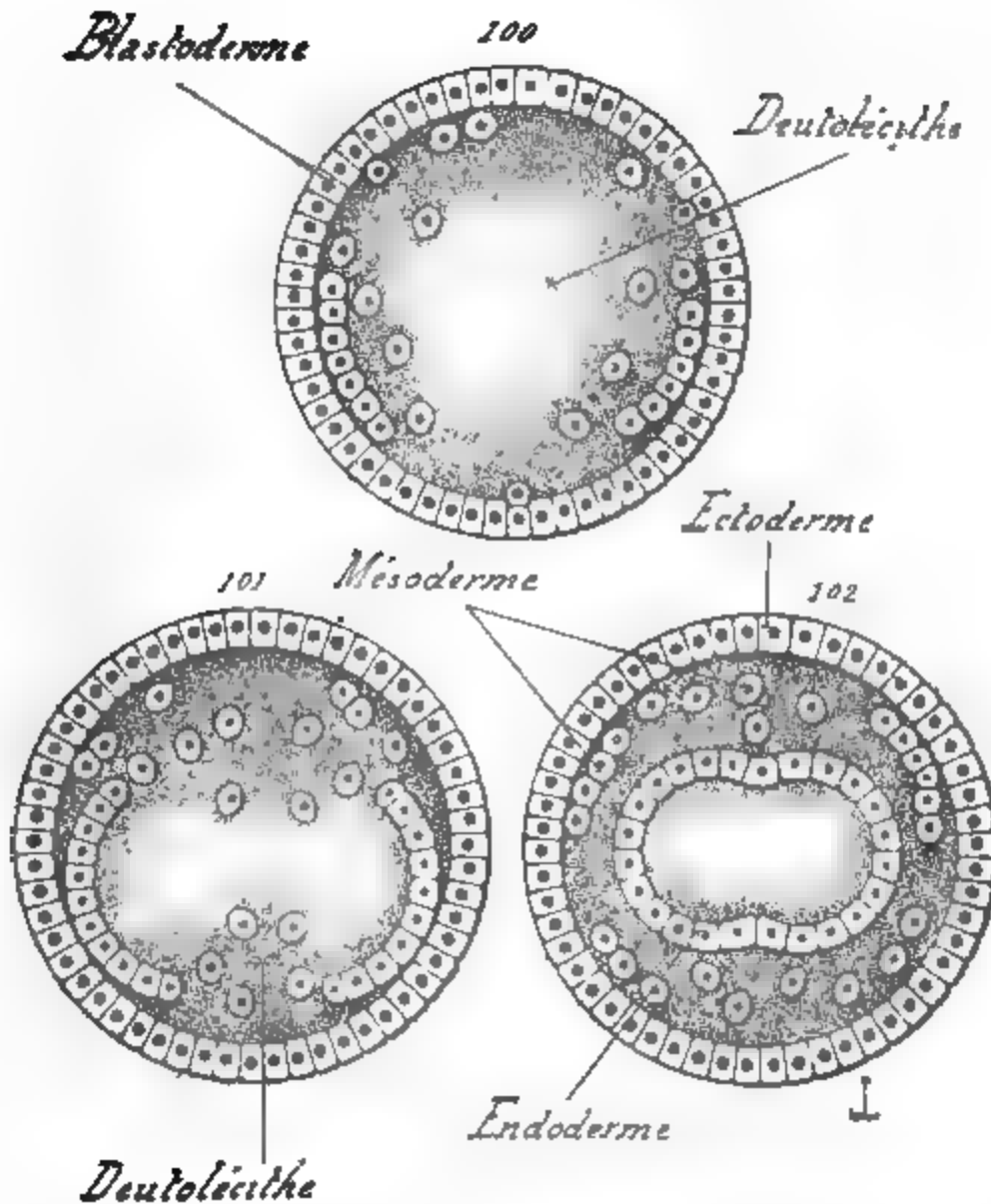


Fig. 100, 101, 102. — Tableau exprimant, d'une manière diagrammatique, et sur des coupes médianes, la *genèse des feuillets blastodermiques définitifs des Arthropodes*, telle qu'elle résulte de mes recherches sur les Crustacés et les Insectes; le blastolécithe est représenté en clair, le deutolécithe en foncé. Comparer aux figures 60-61, p. 106, et aux figures 66-67, p. 111. — En 100, genèse des premières cellules du protendoderme, qui se détachent de la face profonde du blastoderme et pénètrent dans le deutolécithe; plusieurs de ces cellules se rassemblent en deux groupes réguliers et symétriques, placés de part et d'autre de la ligne médiane. En 101, suite de cette genèse; les deux groupes réguliers grandissent et s'incurvant l'un vers l'autre. En 102, les feuillets blastodermiques définitifs sont constitués; les deux groupes réguliers se sont soudés et constituent l'endoderme; la partie restante du blastoderme périphérique devient l'ectoderme; les cellules placées entre l'endoderme et l'ectoderme composent le mésoderme; le deutolécithe disparaît ensuite par résorption. — Les cellules vitellines des auteurs correspondent aux éléments protendodermiques, ou, chez les Insectes, à des éléments blastodermiques qui ne sont point parvenus à quitter le deutolécithe; ces derniers sont représentés dans la figure 67, p. 111.

vitellus doit être considéré comme répondant à un blastocœle, et les considérations précédentes relatives aux relations établies entre le blastocœle et le schizocœle sont parfaitement applicables. Le coelome des Arthropodes est toujours un polycœlome.

*Cœlomésoderme schizocœlien des Vers.* — Le protoderme de ces animaux est un feuillet épithélial, qui sépare de lui un nombre variable de cellules, les initiales, destinées à produire le mésoderme. Ces dernières pénètrent dans la cavité blastocœlienne lorsqu'elle existe encore, ou se placent dans une situation telle, qu'il est permis de les considérer comme remplissant l'espace qui serait laissé à cette cavité si elles n'existaient pas; puis elles se multiplient et augmentent en nombre, pendant que des vides schizocœliens se creusent entre elles. L'évolution de l'assise moyenne continue par la suite, tantôt d'après un mode épithélial, tantôt suivant un mode mésenchymateux.

Le *type épithélial* est le plus rare; on ne le trouve guère que chez les *Nématodes*, les *Archiannélides*, la plupart des *Annélides chétopodes* et des *Pseudannélides*, les *Siphonculiens* et les *Phoronidiens*. Encore n'y a-t-il, pour ce qui concerne les *Nématodes*, qu'une induction tirée de la connaissance de l'organisme adulte, car le développement des feuillets de ces animaux n'a pas encore été très étudié.

Les initiales sont assez nombreuses; parfois certaines d'entre elles se convertissent hâtivement en cellules conjonctives ou conjunctivo-musculaires, et bornent là leur vitalité; mais les autres, en nombre restreint d'ordinaire, se multiplient avec activité et produisent deux groupes d'éléments, les *bandelettes mésodermiques*, placés symétriquement de part et d'autre de la ligne médiane. Chacune de ces bandelettes se creuse d'un vide qui est l'ébauche du schizocœle; cet espace grandit, en refoulant devant lui les cellules de la bandelette qui le limitent, et lui forment une paroi; finalement ces dernières se disposent sur une seule rangée,

Fig. 103-105

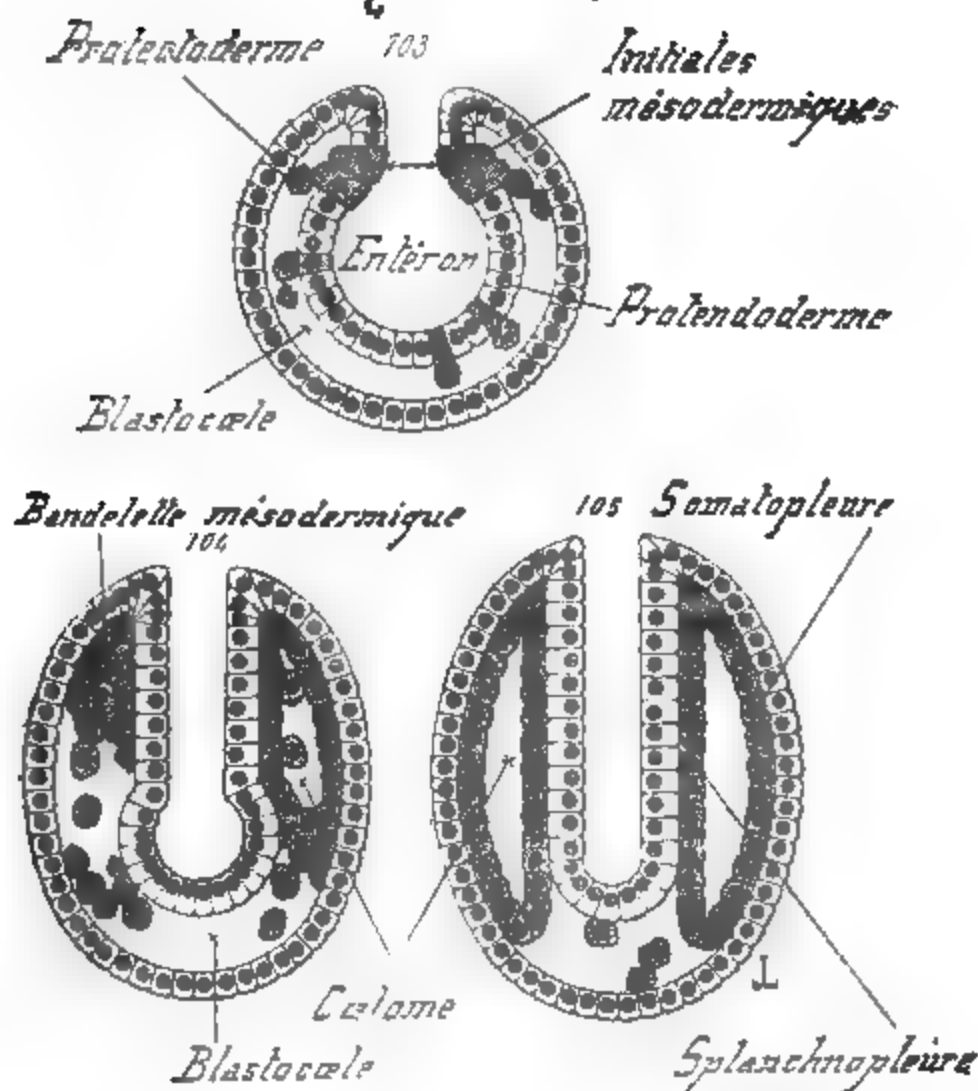


Fig. 103, 104, 105. — Phases successives de la genèse schizocœlienne d'un mésoderme épithélial, comme il en est chez les Archiannelides, les Phoronis, etc. ; figures diagrammatiques représentant des coupes médianes. — En 103, gastrule dont le protendoderme émet les premières cellules mésodermiques, plusieurs des éléments protendodermiques intéressés dans cette production sont plus gros que les autres, et nommés à cause de ce fait les initiales mésodermiques ; cette genèse s'effectue suivant le procédé mésenchymateux. En 104, phase plus avancée ; les cellules mésodermiques sont plus nombreuses et remplissent un grand espace du blaslocœle ; dans la partie gauche de la figure, les cellules issues des initiales sont groupées en un amas compact, la bandelette mésodermique ; dans la partie droite, la bandelette se creuse d'une cavité centrale qui est l'ébauche du cœlome. En 105, phase plus avancée ; les bandelettes se sont allongées et la cavité du cœlome, plus grande, divise le mésoderme en somatopleure et splanchnopleure : les cellules mésodermiques n'appartenant point aux bandelettes constituent un mésenchyme plus ou moins développé suivant le cas. — Tout ce qui appartient au mésoderme est ombré ; dans la figure 103, les premiers éléments mésodermiques détachés du protendoderme forment un mésenchyme primaire, aux dépens duquel s'organise le mésoderme entier, y compris les bandelettes,

et l'ensemble se trouve converti en une vésicule close située dans le blastocœle, entre l'ectoderme et l'endoderme. Cette vésicule s'accroît sans cesse, et, à mesure, ses parois s'appliquent contre l'ectoderme d'une part et contre l'endoderme de l'autre; la première portion de la paroi est la somatopleure, l'autre la splanchnopleure. L'augmentation de taille ne cesse de s'effectuer, intéressant toujours et en même temps la cavité avec la paroi; cela au détriment du blastocœle, qui est comblé peu à peu par les deux vésicules grandissantes, et d'une manière égale; chacune d'elles emplit donc une moitié du blastocœle. Les deux cavités composent le cœlome définitif, qui est un oligocœlome tantôt simple, tantôt cloisonné avec régularité; les parois, divisées par le fait même de l'accroissement en somatopleure et splanchnopleure, constituent le mésoderme définitif.

Le *type mésenchymateux* est le plus commun; les *Plathelminthes* et les *Mollusques* en offrent des exemples caractéristiques. Le nombre des initiales est sujet à des variations fort diverses suivant les groupes; parfois certaines d'entre elles se transforment en éléments définis, pendant que les autres se multiplient avec activité pour produire la majeure part du mésoderme; mais l'essence même des phénomènes ne change pas. Ces initiales parviennent dans le blastocœle, ou, fait qui équivaut, s'intercalent entre l'ectoderme et l'endoderme; elles augmentent en nombre par des bipartitions incessantes, et se disposent en groupes plus ou moins nombreux et volumineux. Des espaces se creusent dans ces groupes tout comme pour le cas précédent, et correspondent à autant de petits schizocœles; mais les cellules qui les limitent, au lieu de rester unies en assises épithéliales, se dissocient, se séparent en partie les unes des autres, de manière que tous ces vides communiquent entre eux, et se mettent en relation directe avec leurs voisins et avec la cavité blastocœlienne. Celle-ci appartient par ce moyen à l'ensemble des espaces cœlomiques naissants, et se confond avec eux au point que ces derniers paraissent provenir d'elle

# Fig. 106-109

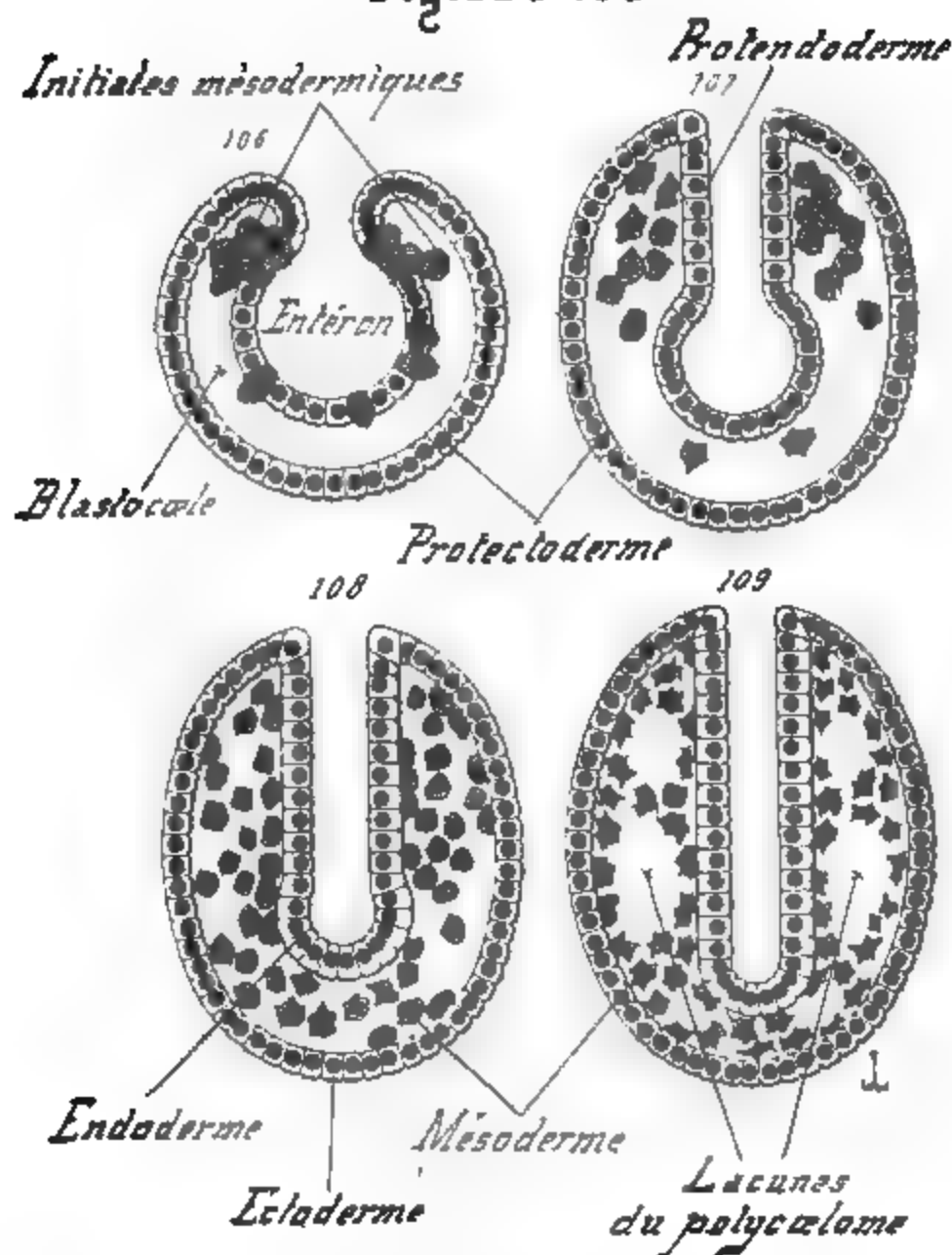


Fig. 106, 107, 108, 109. — Phases successives de la genèse schizocoelienne d'un mésoderme mésenchymateux, comme il en est chez les Mollusques par exemple; figures diagrammatiques représentant des coupes médianes. — En 106, gastrule dont le protendoderme émet les premières cellules mésodermiques, qui constituent un mésenchyme primaire. Comparer à la figure 103, p. 169, dont la ressemblance avec la figure présente est complète. En 107, phase plus avancée; commencement de la désagrégation mésenchymateuse, car les cellules mésodermiques se séparent les unes des autres et deviennent libres dans le blastocœle. En 108, suite de la désagrégation mésenchymateuse, qui continue à mesure que les cellules mésodermiques se multiplient. En 109, structure mésenchymateuse définitive du mésoderme, qui se creuse de petites cavités ou lacunes, dont l'ensemble constitue un polycœlome. — Tout ce qui appartient au mésoderme est ombré. Comparer aux figures 103-105, p. 169, afin de saisir les ressemblances premières et de les opposer aux différences finales.

par son amplification, et son cloisonnement irrégulier, les cloisons étant formées par les éléments mésodermiques qui se croisent dans tous les sens.

En somme, l'impression laissée par un tel développement est celle que donnerait la production d'un tissu spongieux, à vides nombreux et irréguliers communiquant entre eux, et qui se placerait, tout en s'amplifiant, entre l'ectoderme et l'endoderme; ceux-ci conservant leur disposition épithéliale. Les premiers éléments de ce tissu commencent par découper la cavité blastocœlienne en plusieurs espaces; puis, comme ils se multiplient sans cesse, ils forment des groupes où se creusent de nouveaux espaces qui, par la désagrégation des cellules environnantes, se mettent en communication avec les cavités issues du blastocœle; d'autres groupes se façonnent encore, qui se percent de vides destinés, par le même moyen, à entrer en relation avec les précédents, et ainsi de suite. Le tissu spongieux continue à augmenter de volume, et donne le mésoderme définitif; partant d'un tel début, celui-ci est forcément mésenchymateux, et l'ensemble des espaces qu'il contient correspond à un polycœlome d'origine schizocœlienne.

Parfois la dissociation mésenchymateuse est quelque peu tardive; deux bandelettes semblables à celles du type épithélial se forment en premier lieu et se désagrègent ensuite pour passer à l'état de mésenchyme. Ailleurs, chez la plupart des *Annélides chétopodes* par exemple, elle s'exerce sur une partie seulement du mésoderme, sur celle qui est chargée de produire diverses cloisons et les éléments figurés du cœlome.

Les polycœlomes d'origine schizocœlienne sont tantôt homogènes et tantôt hétérogènes; les *Plathelminthes* appartiennent au premier type, et les *Mollusques* au second. Dans ce dernier cas, les espaces cœlomiques sont groupés d'ordinaire en un appareil circulatoire muni d'un cœur; les *Mollusques* supérieurs appartenant à la section des *Céphalophores* possèdent en surplus un deutocœlome, une vaste ca-

vité provenant du polycoelome mésenchymateux, et placée autour des principaux viscères.

Les premières initiales mésodermiques sont distinctes les unes des autres d'ordinaire, dans le cas des développements effectués sans que l'ovule contienne de grandes réserves nutritives; elles sont assemblées en amas compacts dans le cas contraire, mais l'évolution mésenchymateuse ne s'en exerce pas moins. Les mêmes dissemblances existent également dans le type épithélial.

IV. COELOMÉSODERME ENTÉROCOELIEN. — Cette sorte de feuillet moyen appartient à un certain nombre de Coelomates, dont les principaux sont les *Echinodermes*, les *Entéropneustes*, les *Tuniciers* et les *Vertébrés*. Contrairement à la précédente, elle est toujours d'origine épithéliale, et se trouve représentée à son début par un diverticule de l'intestin primitif. Cette expansion comprend une cavité qui dérive de l'intestin et une paroi qui provient du protendoderme; celle-ci se convertit en tissus mésodermiques et celle-là en coelome. La genèse d'un tel coelomésoderme se ramène donc à la série suivante de phénomènes : naissance de l'intestin, production de diverticules émanés de ce dernier, fermeture de ces diverticules du côté de l'intestin et leur transformation en vésicules closes, accroissement de ces vésicules pour donner le mésoderme et son coelome.

Cette succession de faits est fort nette dans les développements dilatés; l'ébauche du coelome, avec celle du feuillet moyen, dérivent de l'intestin et du protendoderme, et le nom d'*entérocoele*, appliqué à la première, est justifié de tous points. Les choses sont moins évidentes dans les cas d'embryogénies condensées; le mésoderme provient toujours du protendoderme, mais les espaces coelomiques se creusent en lui sans jamais offrir de connexions directes avec l'intestin; partant, ces derniers paraissent correspondre à un schizocoele. Il suffit de suivre, toujours en employant cette même méthode de comparaison complète, qui est le seul guide sûr



en embryologie, comme dans toutes les sciences biologiques, la série des transitions qui vont, dans chaque groupe naturel, depuis les évolutions les plus dilatées jusqu'aux plus abrégées, pour comprendre la nature exacte des faits. Ces passages montrent une substitution de plus en plus complète du développement massif au développement creux; les espaces qui, dans le mode le plus simple, dépendent de l'entéron, deviennent de plus en plus autonomes à mesure que le deutolécithe s'accumule dans l'œuf, et finalement se séparent de lui alors qu'ils en dérivent dans la réalité. La même cause produit toujours les mêmes effets, déjà connus pour ce qui touche aux feuilletts blastodermiques primordiaux; les amas cellulaires de l'assise moyenne sont compacts et volumineux, au lieu d'être petits et creux, et le coelome se perce sur place en eux.

D'ordinaire, et en ramenant tous ces phénomènes à leur manière d'être élémentaire, les ébauches mésodermiques d'origine entérocoelienne naissent semblables à des diverticules de l'entéron; elles se transforment en vésicules closes par la fermeture des orifices qui les faisaient communiquer avec l'entéron dont elles proviennent. Intercalées à l'endoderme et à l'ectoderme, placées dans le blastocœle qui sépare ces deux feuilletts, elles s'accroissent sans cesse et n'entrent jamais en connexion avec l'espace blastocœlien; elles le comblent peu à peu au contraire, et le remplissent soit en totalité, soit en partie. La portion de leur paroi qui s'accôle à l'ectoderme devient la somatopleure; celle qui adhère à l'endoderme compose la splanchnopleure, et leur cavité correspond au coelome. Tout en grandissant, et s'avancant dans le blastocœle de manière à entourer l'entéron avec son endoderme, elles prennent une telle extension qu'elles finissent par se rencontrer et s'adosser; ces zones d'union ne disparaissent point d'habitude, et constituent les *mésentères*, ou bandes de tissus mésodermiques qui traversent le coelome pour aller de la splanchnopleure à la somatopleure. En somme, cette évolution rappelle celle des coelomésodermes

schizocœliens développés d'après le type épithélial ; les seules différences portent sur l'origine.

D'ordinaire, les ébauches des mésodermes entérocoéliens sont au nombre de deux ; ceci revient à dire que l'entéron et son protendoderme émettent deux expansions placées symétriquement de part et d'autre de la ligne médiane, et grandissant d'une manière égale. Parfois cependant, chez certains *Echinodermes* par exemple, il n'existe qu'un seul diverticule, qui se divise par la suite en deux parties homologues des ébauches précédentes ; les Échinodermes sont remarquables, en outre, par l'emploi spécial d'une portion de leur coelomésoderme, qui est utilisée pour donner le système dit *appareil ambulacraire*.

Cet ensemble de faits, relatifs aux débuts des mésodermes entérocoéliens, ne s'applique pas aux *Chaetognathes* d'une manière complète, surtout pour ce qui tient aux premiers phénomènes évolutifs. L'entéron n'émet pas tout à fait deux diverticules, mais se plisse en une de ses parties de façon à présenter trois culs-de-sac juxtaposés que séparent deux replis ; les culs-de-sacs latéraux produisent le mésoderme avec son coelome, le médian donne l'intestin et son endoderme.

L'étude du développement permet de reconnaître deux types de coelomésodermes entérocoéliens ; le type *simple* et le type *double*. Dans le premier, cette forme de feuillet moyen existe seule, et n'est combinée avec aucune autre ; tels les *Chaetognathes* qui viennent d'être cités. Il n'en est pas ainsi dans le second ; au mésoderme muni d'une cavité d'origine entérique s'en ajoute un autre, creusé d'espaces indépendants de l'entéron et qui composent un schizocœle ; le premier est épithélial, et ce dernier mésenchymateux. Ce type répond donc à un mésoderme double, et les *Echinodermes*, les *Vertébrés* surtout, en offrent d'excellents exemples. Il ne faut pas cependant considérer ce genre d'assise moyenne comme double dès son commencement ; le mésoderme débute toujours par être entérocoélien et épithélial ; seulement, au

lieu de continuer son évolution dans le sens primitif, il détache de lui des éléments cellulaires qui parviennent dans le blastocœle, s'y multiplient, et s'y organisent en un mésenchyme schizocœlien. Parfois, et ce fait est surtout propre aux Échinodermes, les premiers de ces éléments se séparent, non des ébauches du feuillet moyen, mais du protendoderme avant qu'il se divise en endoderme et mésoderme; l'origine fondamentale est la même dans les deux cas, la seule différence porte sur la précocité plus ou moins grande du moment où elle se manifeste.

Partant, les animaux qui possèdent un cœlomésoderme entérocoœlien double présentent un organisme complexe. Ils ont deux sortes de tissus mésodermiques : l'un, qui conserve plus ou moins nettement la disposition épithéliale, et entoure le cœlome entérocoœlien ; l'autre franchement mésenchymateux, qui constitue le tissu conjonctif du corps avec les éléments qui proviennent de lui, et qui circonscrit les espaces schizocœliens. Ils offrent également deux sortes de cavités organiques : l'une d'origine entérocoœlienne, qui forme un oligocœlome nettement limité ; l'autre d'origine schizocœlienne, qui se compose d'un polycœlome modifié d'habitude en appareil circulatoire. Toutes les considérations déjà données sur les rapports qui s'établissent entre le blastocœle et les schizocœles s'appliquent à cette dernière ; ses vides se surajoutent aux restes de la cavité blastocœlienne, s'unissent à eux et s'accroissent sans cesse ; ils produisent, chez les *Vertébrés*, le système sanguin avec le système lymphatique.

En somme, il faut considérer les cœlomésodermes entérocoœliens doubles comme formés de deux parties, ayant même début, même origine, et se développant ensuite côte à côte ; l'une évolue suivant le mode épithélial, et l'autre d'après le procédé mésenchymateux, celle-ci donnant un mésoderme schizocœlien annexé à la première.

*Cœlomésoderme entérocoœlien simple.* — Les feuillets moyens dont le cœlome est d'origine entérocoœlienne sont dits *simples*

lorsqu'ils existent seuls, c'est-à-dire lorsqu'ils se développent

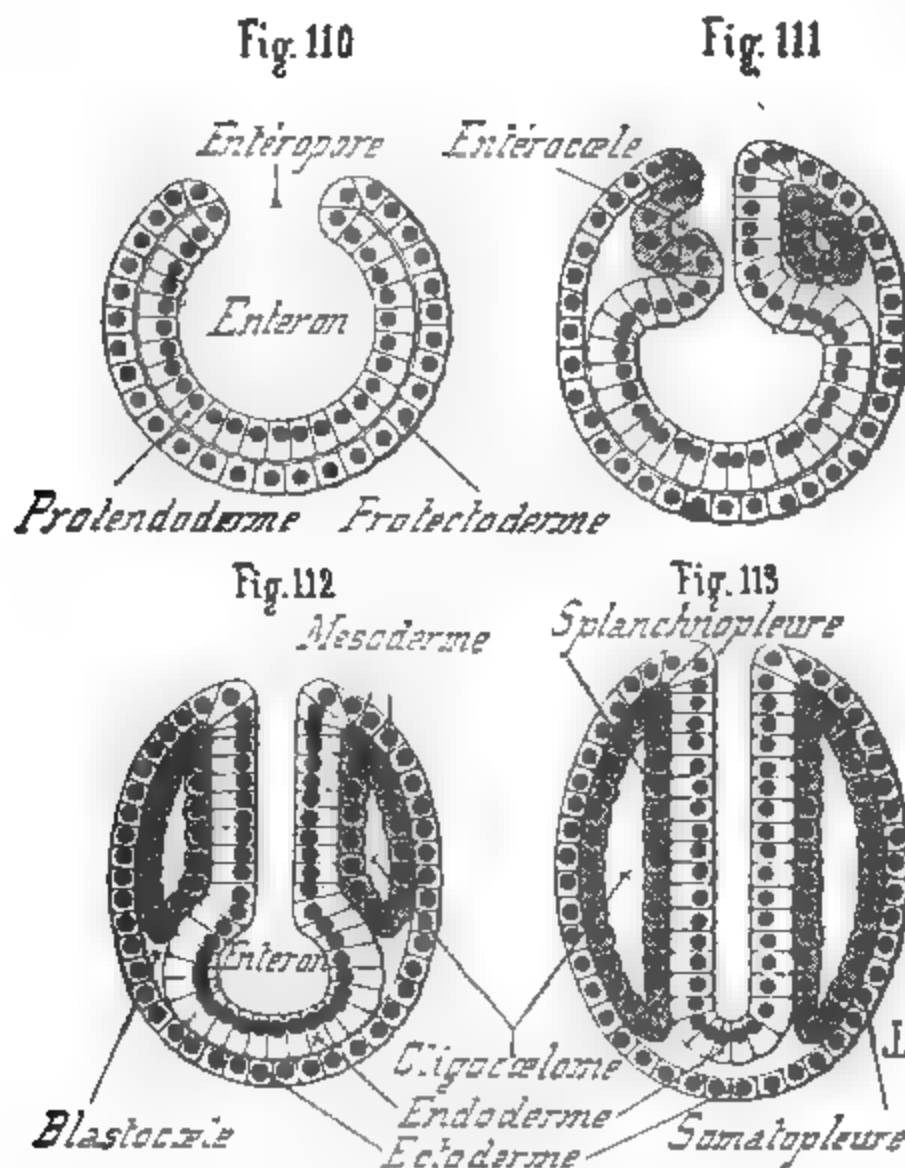


Fig. 110, 111, 112, 113. — Phases successives de la genèse entérocoelienne d'un mésoderme épithélial, comme il en est chez les Echinodermes et les Vertébrés à développement dilaté; figures diagrammatiques représentant des coupes médianes. — En 110, gastrule complète avec ses deux fenillets blastodermiques primordiaux. En 111, apparition des entérocoèles; dans la partie gauche de la figure, genèse de l'entérocoele aux dépens d'un diverticule de l'entéron; dans la partie droite, fermeture de l'entérocoele, qui se transforme en une vésicule close. En 112, phase plus avancée; accroissement des deux vésicules entérocoeliennes, dont la cavité devient le coelome, et dont les parois constituent le mésoderme. En 113, phase complète; les cavités entérocoeliennes composent un oligocoelome; les parois mésodermiques qui les limitent donnent, suivant leur situation par rapport à ces cavités, la splanchnopleure et la somatopleure. — Tout ce qui appartient au mésoderme est ombré.

en entier de la même manière, soit d'après le mode épithélial,

soit suivant le type mésenchymateux. En conséquence, il faut distinguer deux sortes de ces mésodermes, suivant que leurs assises s'organisent d'une manière ou d'une autre : le *cœlo-mésoderme entérocoélien épithélial*, et le *cœlomésoderme entérocoélien mésenchymateux*. Les *Chætognathes* offrent un excellent exemple du premier, et les *Tuniciers* du second.

Dans le cas d'évolution épithéliale, les deux vésicules closes d'origine entérique, qui représentent l'ébauche du mésoderme et de son coelome, s'accroissent et s'intercalent à l'ectoderme et à l'endoderme ; ce faisant, leurs cellules ne se séparent point les unes des autres et restent cohérentes, la cavité coelomique qu'elles entourent ne cessant pas d'exister. Par l'effet de leur agrandissement, une partie de leurs parois s'applique contre la face externe de l'endoderme et l'autre contre la face interne de l'ectoderme ; la première donne la splanchnopleure et la seconde la somatopleure. Ce phénomène continue à se manifester jusqu'au moment où les deux vésicules finissent par se rencontrer et par s'adosser ; leurs régions d'accolement constituent les mésentères déjà signalés ; et, en cet instant, l'endoderme et l'ectoderme entiers sont tapissés par les parois mésodermiques, par la splanchnopleure et la somatopleure que la cavité du coelome sépare l'une de l'autre. Le feuillet moyen est dès lors complètement établi, et n'a jamais perdu sa disposition épithéliale ; il ne lui reste plus qu'à subir des modifications histogénétiques pour acquérir son état définitif.

Tout autre est le développement du cœlomésoderme entérocoélien mésenchymateux. Les ébauches mésodermiques se dissocient, leurs éléments se séparent les uns des autres et deviennent libres dans la cavité blastocoélienne, le coelome perd son indépendance primitive et se confond avec cette dernière. L'évolution continue ensuite d'après le type mésenchymateux, en offrant des particularités semblables à celles que présentent les mésodermes schizocœliens disposés de la même manière. Les éléments cellulaires se répandent dans l'espace formé par l'union du blastocœle avec l'ébauche du

coelome, espace situé entre l'endoderme et l'ectoderme, et, se croisant dans tous les sens, le découpent en cavités irrégulières communiquant entre elles; de nouvelles cavités prennent ensuite naissance, qui se joignent aux premières, et, par ce

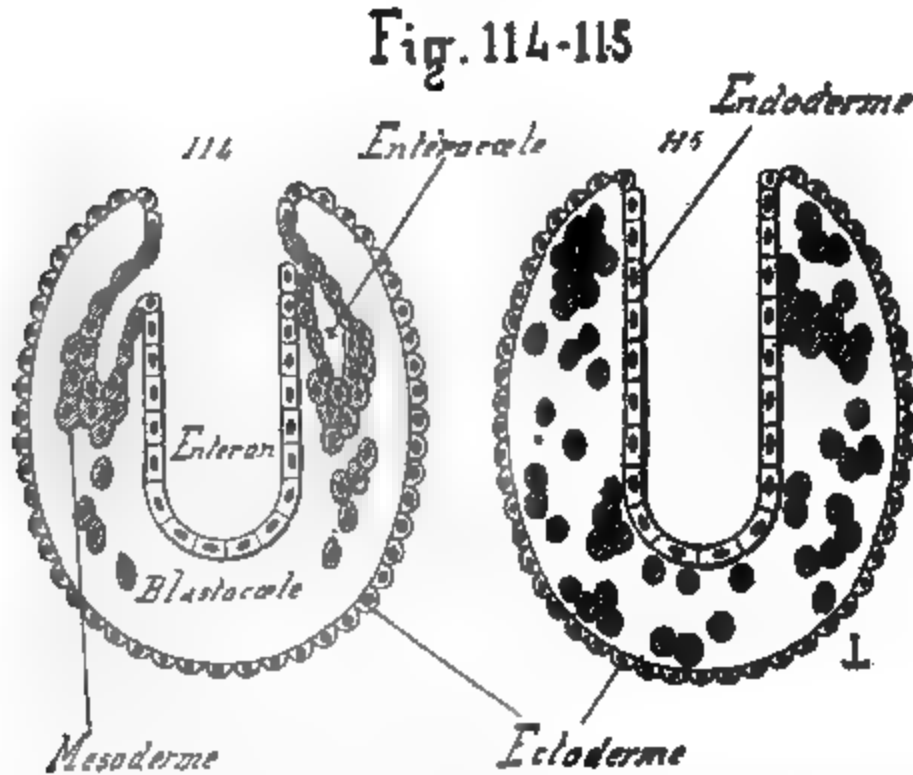


Fig. 114, 115. — Phases successives de la genèse entérocoelienne d'un mésoderme mésenchymateux, comme il en est chez la plupart des Tuniciers, par exemple; figures diagrammatiques représentant des coupes médianes. Comparer aux figures 110-113, p. 177. — En 114, gastrule avec ses diverticules entérocoeliens, dont les parois commencent à se désagréger. En 115, phase plus avancée; les diverticules entérocoeliens se sont fermés et leurs parois se sont complètement désagrégées; les cellules mésodermiques sont libres dans la blastocoele et constituent un mésenchyme; les cavités des deux diverticules entérocoeliens se sont confondues, par le fait de cette désagrégation, avec le blastocoele. — Tout ce qui appartient au mésoderme est ombré.

moyen, un polycœlome se constitue peu à peu. De son côté, le feuillet moyen présente avec netteté le caractère mésenchymateux, et rien ne le distingue, lorsqu'il est parvenu à son état définitif, de son correspondant schizocœlien, si ce n'est son origine première. Parfois même, et il en est ainsi chez un certain nombre de Tuniciers tels que les représentants de la famille des *Phallusiadées*, un deutocœlome apparaît autour

des principaux viscères, et forme l'espace désigné par certains auteurs sous le nom de *cavité générale*. Ce deutocœlome, bien qu'ayant même point de départ, est distinct chez l'adulte du polycœlome restant, et ne communique pas avec lui ; ce dernier s'organise en un appareil circulatoire dont la disposition lacunaire est, dans la plupart des cas, franchement accusée.

*Cœlomésoderme entérocoélien double.* — Dans cette sorte de feuillet moyen, l'évolution s'effectue de deux manières ; aussi ce feuillet, bien qu'étant unique dans son principe, se divise en deux parties, dont l'une conserve la disposition épithéliale pour ne jamais la perdre, et dont l'autre se développe suivant le procédé mésenchymateux. Celle-ci est toujours située entre la partie épithéliale d'un côté, l'endoderme et l'ectoderme de l'autre ; elle se mélange parfois à la première en pénétrant dans les plis que celle-ci décrit, mais ne parvient jamais dans la cavité cœlomique. Les principaux exemples d'un tel mésoderme sont offerts par les *Échinodermes* et par les *Vertébrés* ; la portion mésenchymateuse est relativement plus considérable chez ces derniers que chez les autres.

Les ébauches sont représentées par les vésicules qui proviennent de l'entéron, et se placent entre l'ectoderme et l'endoderme. Ces vésicules grandissent, comme dans le cas déjà connu des Chœtognathes, mais ne bornent pas là leur accroissement ; tout en augmentant le nombre des cellules de leur paroi pour suffire à cette amplification, elles séparent de cette paroi même plusieurs éléments cellulaires, qui s'intercalent entre la paroi d'un côté et l'ectoderme ou l'endoderme de l'autre. Ces derniers sont les initiales de la seconde partie du mésoderme, de la partie mésenchymateuse ; ils sont naturellement placés dans le blastocœle ou dans un espace qui lui correspond, car ils sont rejetés hors des vésicules ; ils se multiplient activement en limitant des cavités qui communiquent les unes avec les autres, mais ne se mettent point en

relations directes avec le cœlome. L'ensemble de ces éléments représente en somme un véritable mésenchyme schizocœlien qui, au lieu de provenir du protendoderme et d'exister seul comme chez les Vers et les Arthropodes, dérive d'un méso-

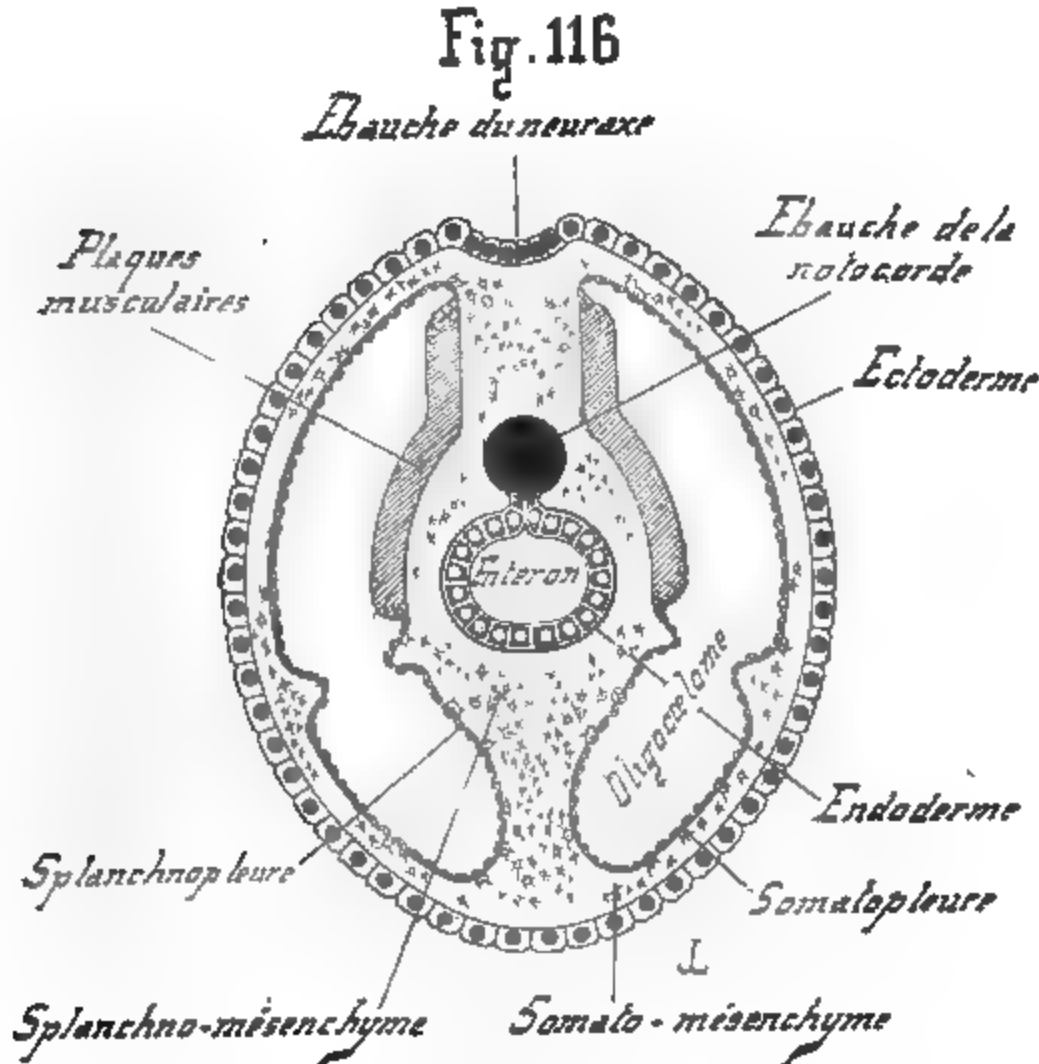


Fig. 116. — Coupe transversale diagrammatique d'un jeune embryon de Vertébré destinée à montrer les ébauches d'un mésoderme double. — Les plaques musculaires proviennent de la splanchnopleure.

derme entérocoélien préexistant et s'associe à lui ; son développement s'effectue de la même manière, et les considérations déjà exposées sur la marche de son évolution lui sont applicables, tout comme celles relatives à la valeur des cavités qu'il contient.



Cette partie du feuillet moyen des Échinodermes et des Vertébrés peut donc porter le nom de *mésenchyme*, tout en tenant compte des réserves déjà faites pour ce qui touche à son origine.

Cependant, et la chose est surtout accentuée chez les Échinodermes, plusieurs des initiales de ce mésenchyme proviennent du protendoderme et non des vésicules mésodermiques; de même, chez les Vertébrés, quelques-unes de ces initiales sont certainement engendrées par l'endoderme, et peut-être aussi par l'ectoderme. Il est permis de considérer ce dernier cas comme rentrant dans les phénomènes d'extension de la faculté génétique d'un tissu à un tissu voisin, car l'appoint ainsi fourni est d'une importance minime.

On est autorisé également à considérer le fait des Échinodermes comme dû à une accélération de cette même faculté, qui serait ainsi rendue plus précoce; l'origine n'est point changée dans le fond, puisque les initiales naissent directement du protendoderme, au lieu de provenir du mésoderme qui dérive de ce protendoderme. Il faut convenir cependant que cette explication prête à bien des critiques, car il est nécessaire de connaître, avant tout, l'importance exacte de ces initiales par rapport au rôle de celles qui sont engendrées par les vésicules mésodermiques; ce qui n'est pas encore fait.

La partie épithéliale du coelomésoderme entérocoélien double mérite d'être désignée par l'expression d'*épithéliomésoderme*. Elle se développe et s'organise comme si elle existait seule, et se divise de même en une somatopleure et une splanchnopleure qui entourent la cavité coelomique; cependant, ces parois ne sont pas directement accolées à l'ectoderme et à l'endoderme, car elles sont séparées d'eux par le mésenchyme qu'elles ont produit. Partant, ce dernier est également scindé en deux assises : le *mésenchyme viscéral* ou *splanchno-mésenchyme*, placé entre la splanchnopleure et l'endoderme, et le *mésenchyme pariétal* ou so-

*matomésenchyme*, disposé entre la somatopleure et l'ectoderme.

De telles modifications donnent une certaine complexité à l'organisme des animaux qui la présentent, car elles aboutissent à l'établissement d'un grand nombre de couches tissulaires :

1° L'ectoderme ;

2° Le somato-mésenchyme ;

3° La somatopleure ;

4° Le coelome avec le liquide qu'il contient et les cellules suspendues dans ce dernier ;

5° La splanchnopleure ;

6° Le splanchno-mésenchyme ;

7° L'endoderme.

Toutes ces assises contribuent pour une part déterminée à l'édification des organes, et se mélangent à cet effet, se combinent de diverses manières (v. fig. 117, p. 205).

Les deux feuilletts mésenchymateux ne se présentent pas toujours sous la forme de lames interposées à l'épithéliomésoderme et à l'endoderme ou à l'ectoderme ; c'est même là le cas le moins fréquent. Ils suivent d'habitude l'épithéliomésoderme dans les transformations qu'il subit, et l'accompagnent partout dans l'intérieur du corps ; aussi, lorsque cette assise se plisse et s'épaissit pour donner des masses tissulaires compactes, le mésenchyme pénètre dans tous les intervalles laissés entre les plis et replis, et se répand ainsi dans l'organisme entier.

Quelle que soit sa situation, le mésenchyme borne son rôle à produire le tissu conjonctif, avec tous ses dérivés, y compris les fibres musculaires d'origine conjonctive, et à entourer les espaces schizocœliens qui s'organisent en un appareil circulatoire ; aussi, le tissu conjonctif, avec les branches de l'appareil circulatoire, entre-t-il dans la composition de tous les systèmes de l'économie.



## CHAPITRE VI

### DÉVELOPPEMENT DES TISSUS.

I. GÉNÉRALITÉS. — Les feuillets blastodermiques subissent des modifications de deux sortes pour arriver à établir l'organisme définitif; d'une part, les cellules qui les constituent se multiplient et se différencient pour parfaire le nombre et la structure des éléments qui composent les tissus de l'adulte; d'autre part, tout en offrant de pareils changements, ils se disposent de diverses manières, déterminées à l'avance par l'hérédité, pour construire les appareils de l'économie. Les premiers phénomènes portent sur les cellules qui les forment, et aboutissent à la genèse des *tissus*; les seconds tiennent aux feuillets pris dans leur ensemble, dans leur manière d'être générale, et aboutissent à l'édification des *organes*. Lorsque les organes sont très simples dans leur structure, les cellules composantes ne subissent que des modifications peu profondes et toutes semblables; aussi ces organes ne sont-ils constitués que par un seul tissu; il en est ainsi chez les animaux inférieurs. Par contre, dans le cas où ces systèmes sont complexes, plusieurs tissus de diverses sortes se combinent et s'arrangent pour leur donner naissance; sauf cependant certains d'entre eux, tels que les muscles, les nerfs, les centres nerveux, qui sont essentiellement formés par un seul et même élément. Cependant, même dans ce cas, plusieurs autres groupes élémentaires, le tissu conjonctif notamment, pénètrent en eux pour leur donner une composition multiple.

On a l'habitude de grouper les tissus en quatre grandes séries : les *tissus épithéliaux*, les *tissus conjonctifs*, les *tissus musculaires* et les *tissus nerveux*. Cette classification n'est

pas tout à fait rationnelle, car elle ne tient aucun compte du développement, et s'adresse seulement à l'état final; une classification logique doit être basée sur l'évolution même, et sur l'origine, tout aussi bien pour les tissus que pour les organes et pour les individus. Sous ce rapport, les tissus épithéliaux doivent être mis à part des trois autres, car seuls ils conservent, durant leur existence entière, la disposition prise par les éléments des feuillets blastodermiques primitifs et par ceux du blastoderme. Ces derniers sont serrés les uns contre les autres en couches souvent régulières, et ne sont séparés par aucune substance fondamentale; il en est de même pour les épithéliums, qui méritent par là le nom de *tissus primordiaux* ou *primitifs*.

Ces épithéliums ne sont pas les seuls à être primitifs; la même qualité appartient aux tissus conjonctifs, c'est-à-dire à ceux qui sont caractérisés par la présence autour de leurs cellules d'une substance fondamentale plus ou moins abondante, que ces cellules produisent, qui les séparent les unes des autres, et au sein de laquelle elles sont plongées. Ces tissus dérivent directement de ceux qui, parmi les feuillets blastodermiques, sont disposés suivant le type mésenchymateux; le mésenchyme embryonnaire leur donne naissance, et les engendre seuls, en subissant des modifications diverses qui aboutissent aux nombreuses variétés observées dans cette série d'agréats cellulaires. Les tissus conjonctifs sont donc primordiaux ou primitifs, presque au même titre que les tissus épithéliaux.

Il existe pourtant une différence entre eux. Si l'on remonte jusqu'à l'origine des cellules aux dépens de l'ovule segmenté, on s'aperçoit que les premiers blastomères, qui composent le blastoderme, sont toujours groupés d'après le mode épithélial et jamais d'après le type mésenchymateux; l'état de mésenchyme, lorsqu'il existe, ne fait son apparition que plus tard, et n'affecte que les feuillets qui proviennent du blastoderme, non pas le blastoderme lui-même. Il existe donc une gradation d'antériorité entre ces deux tissus; tous deux sont

vraiment primitifs, puisqu'ils existent les premiers ; mais le tissu épithélial l'est plus que le tissu conjonctif, ou que le mésenchyme dont celui-ci dérive. En outre, le tissu épithélial étant le tissu primordial par excellence et le premier apparu, engendre tous les autres, le tissu conjonctif compris.

Sous le bénéfice de ces réserves, il est permis cependant de les considérer tous les deux comme produisant les autres. Ces derniers, qui sont les tissus musculaires et nerveux, peuvent être nommés, par rapport aux premiers, *secondaires* ou *dérivés*.

Les tissus nerveux proviennent toujours de tissus épithéliaux préexistants, ces derniers appartenant, dans la règle, à l'ectoderme. Plusieurs auteurs pensent cependant que divers éléments nerveux sont engendrés par l'endoderme ou bien par le mésoderme ; aucun des faits acquis n'est capable d'appuyer leur opinion, et tout porte à admettre que les centres nerveux, et les nerfs qu'ils émettent, puisent dans l'ectoderme leur origine. La principale des modifications, subies par les éléments épithéliaux qui se convertissent en cellules nerveuses, tient à leur forme ; ces éléments perdent leur contour entier, et produisent des expansions plus ou moins nombreuses dont une, fort longue, constitue le cylindre axe. Ce dernier, qui est la partie la plus importante de la fibre, en ce sens que, seule, elle sert à la conduction de l'influx nerveux, n'est donc pas un élément cellulaire complet, ni un agrégat cellulaire, mais un simple prolongement d'une cellule nerveuse.

Les tissus musculaires ont deux origines : les uns sont produits par des tissus épithéliaux et les autres par des tissus conjonctifs ; les modifications histogénétiques sont pourtant semblables dans les deux cas. L'élément primitif, constitué par du protoplasme ordinaire et granuleux renfermant un noyau, s'accroît dans des proportions souvent considérables ; les portions surajoutées n'ont point la même structure que les premières formées, mais se composent d'une

substance homogène, contractile, qui est la *substance musculaire*, plus brièvement nommée *sarcoplasme*. Celle-ci est toujours du protoplasme, mais non granuleux, et doué d'une contractilité propre, qui n'est que l'exagération, dans un certain sens, de la contractilité ordinaire du protoplasme normal. Ce dernier est lentement contractile, et avec une diffluence plus ou moins marquée ; le sarcoplasme est rapidement contractile, et revient avec une élasticité parfaite à son état primitif, lorsque la cause de la contracture a cessé, sans montrer aucune diffluence. Comme les tissus musculaires et nerveux proviennent des tissus primordiaux, il arrive parfois de trouver chez les animaux inférieurs, et parfois dans les embryons d'animaux supérieurs, de tels tissus non encore séparés de ceux qui les engendrent. Les éléments de ceux-ci sont alors formés de deux parties, dont l'une appartient au tissu primordial et l'autre au tissu dérivé ; ils portent les deux noms de leurs composantes : tels sont les éléments *épithélio-nerveux*, *épithélio-musculaires* et *conjonctivo-musculaires*. Il est permis de les désigner, étant donnée cette disposition, et avec les tissus qu'ils constituent, par l'épithète de *composés*, pour les distinguer des agrégats cellulaires *simples* et parfaitement définis.

II. TISSUS ÉPITHÉLIAUX. — Ces tissus sont composés de cellules dont le protoplasme reste granuleux, dont les contours entiers ne portent jamais de bien longs prolongements, et qui se placent les unes à côté des autres sans interposition de substance fondamentale. Ces éléments sont soudés les uns aux autres par une matière jouant le rôle d'un ciment, répandue entre eux sous la forme d'une très mince lame unissante, et que l'on nomme *ciment intercellulaire*. On répartit ces tissus en deux groupes : les *épithéliums proprement dits* et les *tissus glandulaires*. Les premiers s'étalent en surface, et recouvrent la partie périphérique du corps comme ils limitent toutes les cavités organiques ; les seconds se développent en profondeur, et présentent l'aspect de tubes

plus ou moins ramifiés qui débouchent au dehors, ou dans les cavités internes de l'économie.

L'origine des épithéliums est aisée à comprendre, car les feuilletés les produisent par la simple multiplication de leurs cellules constitutives ; toutes les variétés d'aspect résultent seulement de l'importance de cette prolifération, et de la forme acquise par les éléments. La genèse des tissus glandulaires ne prête de même à aucune difficulté. Le mode primitif consiste en la production d'une dépression dans une surface épithéliale ; cette cavité devient de plus en plus profonde, reste unique ou se ramifie, pendant que ses cellules acquièrent leur structure définitive ; elle se transforme de cette façon en un appareil glandulaire. Dans le cas où les développements sont condensés, à la suite de la possession par l'embryon de réserves nutritives abondantes, un procédé massif prend la place du précédent ; au point où la dépression devrait naître, la surface épithéliale prolifère activement de manière à produire un bourrelet compact, cylindrique, qui est l'ébauche du tube glandulaire ; en effet, ce bourrelet se creuse par la suite d'un espace vide, qui grandit et devient la cavité même du tube.

D'après leur origine, et à cause de la liaison étroite qui unit toujours les tissus conjonctifs aux espaces circulatoires, les épithéliums et les glandes ne renferment jamais de vaisseaux sanguins dans leur intérieur ; les échanges nutritifs s'effectuent par diffusion d'une cellule à l'autre. Il est cependant des exceptions à cette règle ; si les assises épithéliales sont trop épaisses, leur consistance rend la diffusion presque impossible. Les couches épithéliales sont alors pénétrées par des travées conjonctives qui contiennent des vaisseaux sanguins dans leur intérieur ; le foie des Vertébrés et le placenta des Mammifères constituent d'excellents exemples de cette exception.

III. TISSUS CONJONCTIFS. — Ces tissus sont caractérisés par la présence, autour de leurs éléments, d'une substance fon-



damentale plus ou moins abondante; cette substance est produite par les éléments eux-mêmes, et se compose d'une matière non protoplasmique qui est fournie par le protoplasme des cellules et rejetée autour de lui. Cette matière, quelle que soit la nature du tissu, est constituée par de la gélatine ou par un isomère de ce corps.

La substance fondamentale est tantôt liquide et tantôt solide; cette divergence sert de base à la classification des tissus conjonctifs. Les dissemblances, qui sont toutes dues à la consistance du milieu considéré, sont souvent très accentuées lorsque l'état définitif est atteint, et le sont moins durant les phases embryonnaires. La similitude parfaite, l'homologie complète de la substance liquide et de celle qui est solide, apparaissent alors avec netteté; toutes deux diffèrent à peine par leur aspect, et c'est tout au plus si la solide est plus compacte que l'autre, cette dernière étant à son tour moins fluide qu'elle ne le sera plus tard. On a la sensation exacte d'une communauté d'origine et d'une identité de structure, aboutissant à des aspects divers suivant les développements accomplis. Il n'est pas rare, même à l'état parfait, de voir, dans certaines inflammations pathologiques, la substance solide détruite et liquéfiée par les cellules qui l'avaient engendrée, ces mêmes cellules donnant ensuite naissance à de la substance fondamentale liquide.

Aussi tous les tissus conjonctifs ont-ils le même mode de formation, et dérivent-ils du mésenchyme des feuilletts blastodermiques; ce mésenchyme s'accroît par la multiplication de ses cellules, par la production de nouvelle substance fondamentale, et se modifie à mesure dans des sens divers pour donner les différentes sortes de ces tissus. Quant à la substance elle-même, on doit la considérer comme un exsudat rejeté hors des cellules, déposé à leur périphérie, et ne vivant point d'une vie propre et indépendante, car les fonctions vitales sont propres aux cellules qu'elle contient; la substance est vivante parce qu'elle contient des cellules vivantes, mais ne jouit point par elle-même des propriétés de nutrition

et d'accroissement. Cependant, elle est capable de subir parfois des modifications intéressantes, qui affectent seulement ses parties solides. Elle commence toujours par être homogène de tous points; puis, dans certains cas, ses molécules se disposent en fibrilles parallèles, qui se croisent et s'entrecroisent dans tous les sens, et sont orientées de préférence suivant la direction des déplacements que le tissu est parfois obligé de supporter. Ces fibrilles sont souvent rassemblées en faisceaux; on les nomme des *fibres conjonctives* ou *connectives*; plusieurs d'entre elles, plus épaisses, formées de filaments dont presque toute la matière est divisée en grains juxtaposés, et jouissant de propriétés spéciales, sont dites *fibres élastiques*.

Certains tissus conjonctifs, appartenant à des animaux complexes, aux Vertébrés, possèdent également une structure complexe. Outre la substance fondamentale ordinaire, les cellules qui les constituent rejettent autour d'elles, pour s'en envelopper, un produit en forme de lame épaisse, qui les entoure à la façon d'une *capsule*; ce terme a été choisi du reste pour le désigner. Le tissu cartilagineux des Vertébrés offre un excellent exemple de ces capsules.

Les éléments du mésenchyme embryonnaire émettent dans tous les sens, à travers la substance fondamentale au milieu de laquelle ils sont plongés, des expansions, ou prolongements souvent ramifiés et anastomosés d'une cellule à l'autre. Cette même disposition est conservée dans les tissus conjonctifs, puisque ces derniers dérivent du mésenchyme. Parfois, ils l'accroissent en allongeant leurs expansions, augmentant leur nombre, les ramifiant davantage, et les transformant en minces fibrilles qui s'étendent souvent très loin. Cet aspect a porté certains auteurs à considérer toutes les fibres conjonctives comme étant directement d'origine cellulaire, c'est-à-dire comme se rattachant toujours à une cellule par l'une au moins de leurs extrémités. Cette opinion est inexacte, car elle tend à faire prendre comme règle générale ce qui est un cas particulier; les vraies fibres conjonctives sont des différenciations sur place de la

substance fondamentale, et n'ont avec les cellules d'autres relations que celles établies entre un exsudat produit et son protoplasme producteur ; à côté d'elles sont parfois situées des expansions cellulaires minces et fibrillaires, mais ces dernières appartiennent vraiment à la cellule et font partie d'elle, contrairement à ce qu'il en est pour les précédentes. Dans certains cas, mais rarement, l'effet contraire se manifeste ; les éléments conjonctifs rétractent, au cours de leur évolution, les prolongements qu'ils possédaient, et acquièrent des contours entiers. Il en est ainsi pour les cellules cartilagineuses des Vertébrés, et pour les globules rouges du sang ; les causes sont différentes dans les deux cas, la première tenant à la présence d'une capsule, la seconde à l'existence d'une fonction spéciale liée à une grande rapidité de déplacement ; mais l'effet est le même.

Certaines substances fondamentales s'encroûtent de sels calcaires, et acquièrent par là une dureté plus grande. Parfois le phénomène consiste en un simple dépôt de sels calcaires, sans autres modifications ; ailleurs, il est plus complexe, car la substance préexistante est d'abord détruite pour céder la place à une seconde substance encroûtée. Cette double action est opérée par les cellules mêmes du tissu, qui non seulement détruisent l'ancienne structure, mais encore édifient la nouvelle ; il leur faut pour cela un surcroît de vitalité, qui leur est donné par des vaisseaux sanguins venant se placer dans leur voisinage.

Un certain nombre d'animaux présentent ainsi des tissus durcis par des sels calcaires ou par de la silice. Ces tissus, chez les êtres inférieurs, consistent souvent en petites masses qu'une seule cellule ou qu'un petit nombre de cellules suffisent à produire ; ces amas, de forme régulière et géométrique d'ordinaire, sont souvent nommés des *sclérites* ou des *spicules*. Le tissu osseux des Vertébrés supérieurs est, par contre, un exemple de tissu conjonctif dont la substance fondamentale, durcie par le calcaire, se présente en grandes masses cohérentes. Il possède une double origine, car tantôt

il dérive d'un tissu cartilagineux préexistant, et tantôt d'un tissu conjonctif ordinaire; ce dernier cas est celui des os dits *de membrane* ou *os dermiques*, comme les pariétaux et le frontal; le premier s'applique aux os des membres et de la colonne vertébrale, et encore s'ajoute-t-il à eux, pour une certaine part, des ossifications d'origine conjonctive.

L'ébauche de l'os est cartilagineuse, ce cartilage étant entouré par un tissu conjonctif normal, le *périchondre*; des vaisseaux sanguins pénètrent dans le cartilage, et les cellules de ce dernier, se disposant au préalable au-dessus d'eux en séries régulières, détruisent la substance fondamentale; elles la rendent liquide, produisent une nouvelle substance qui est encroûtée de calcaire, et se trouve être alors de la matière osseuse. La pièce cartilagineuse se convertit en os par ce moyen, et le périchondre peut porter le nom de périoste; puis, lorsque le cartilage est transformé, le périoste produit sur sa face profonde de nouvelle substance osseuse qui s'ajoute à la précédente, et contribue pour une bonne part à augmenter la taille de l'os. Ces deux séries de phénomènes, qui conduisent à donner au corps d'un même os deux origines, l'une *cartilagineuse*, l'autre *périostique*, sont très nettes dans les os longs, car leur accroissement en longueur s'effectue par la première de ces genèses, aux dépens des cartilages épiphysaires, et leur amplification en largeur provient de la seconde, aux dépens du périoste qui entoure l'os.

Il n'est pas dans le cadre de cet ouvrage de relater par le détail toutes les particularités du développement des os, ni leurs conséquences pour ce qui touche la structure définitive du tissu osseux; les nombreux traités d'histologie publiés à notre époque exposent ces faits tout au long. Il suffit ici d'avoir montré, dans leur ensemble, les principaux phénomènes évolutifs des diverses sortes de tissus conjonctifs en les ramenant à leur état le plus simple, et indiquant comment ils modifient la manière d'être du mésenchyme primordial.

#### IV. TISSUS MUSCULAIRES. — Ces tissus sont secondaires,

c'est-à-dire proviennent toujours des tissus primordiaux préexistants, qui sont épithéliaux ou conjonctifs ; ils offrent donc deux origines, l'une *épithéliale* et l'autre *mésenchymateuse* ; cette dernière expression doit être préférée à celle de « conjonctive », car les tissus intéressés en cette genèse offrent l'aspect d'un mésenchyme embryonnaire, et non celui d'un tissu conjonctif déjà bien formé. Quel que soit le point de départ, un élément épithélial ou mésenchymateux passe à l'état d'élément musculaire, non pas en modifiant la structure du protoplasme qui le constitue déjà, mais en ajoutant à ce dernier une substance plasmique particulière, qui est le sarcoplasme ; la présence de ce dernier, dont la masse est souvent fort grande, accroît dans des proportions considérables la taille de la cellule primitive. L'appoint en sarcoplasme n'est pas également réparti ; ce corps se dépose de préférence en des régions telles que l'élément perd sa première forme pour devenir allongé ; et lorsque ce phénomène est terminé, l'élément se présente comme un filament ou une fibre, d'où le nom de *fibre musculaire* qui lui est souvent donné. Le noyau reste toujours placé dans le protoplasme primordial, et ne le quitte point pour pénétrer dans le sarcoplasme ; mais ce dernier ayant un volume énorme relativement au premier, celui-ci consiste simplement, dans la fibre complète, en une mince auréole granuleuse servant d'enveloppe au corps nucléaire.

Les dépôts de sarcoplasme s'effectuent de manières différentes, et cela suivant l'origine. Dans le cas où les éléments primitifs sont épithéliaux, et de forme cubique ou prismatique, cette substance se place sur l'une de leurs faces, et non sur leur périphérie entière. Cette face est d'ordinaire la face profonde, c'est-à-dire celle qui est en rapport avec les tissus sous-jacents. Le sarcoplasme offre d'abord l'aspect d'un petit mamelon appendu à la cellule épithéliale ; puis, continuant toujours à être produit par l'élément qui le supporte, il augmente de dimension, et cet accroissement se manifeste d'après une direction perpendiculaire à l'axe de la cellule

génératrice. La substance musculaire se présente alors comme une fibre allongée, amplifiant sans cesse sa taille, et rapidement plus grosse que l'élément qui lui donne naissance; bientôt les rôles sont changés, la cellule épithéliale ressemble à un petit corps granuleux et nucléé qui serait accolé à la fibre musculaire; et, lorsque celle-ci a acquis toute son extension, elle existe presque seule, la cellule d'épithélium n'ayant qu'une importance fort minime par rapport à la sienne. Il faut comprendre cette évolution comme se ramenant à un accroissement de l'élément primitif, mais accroissement dirigé dans un certain sens, et exécuté de telle manière que la nouvelle substance produite diffère par sa structure de celle qui existait déjà. Il ne s'agit nullement d'un bourgeonnement de la fibre musculaire par la cellule qui l'engendre, de la genèse de celle-là par celle-ci, les deux étant distinctes; l'élément premier conserve son autonomie et se borne à s'accroître, en donnant aux régions supplémentaires une forme et une structure particulières, adaptées aux fonctions qu'elles doivent posséder. Les mêmes considérations s'appliquent, et avec plus de facilité encore, aux fibres musculaires d'origine conjonctive.

Les cellules mésenchymateuses qui vont subir une évolution musculaire commencent par rétracter leurs prolongements lorsqu'elles en possèdent, et deviennent ovalaires. Le sarcoplasme prend ensuite naissance; mais, au lieu de se déposer sur une seule des parties de l'élément primitif, il l'entoure complètement à la manière d'une gaine. Cette enveloppe de sarcoplasme continue à grandir, de façon à s'allonger en fibre au lieu de conserver partout la même épaisseur; ce mode d'accroissement s'effectue de la manière la plus simple, par le dépôt de substance musculaire en quantité plus considérable sur deux régions opposées. Ces deux zones croissent plus vite que les autres; et, ce phénomène ne s'arrêtant pas, l'élément perd peu à peu son aspect ovalaire pour devenir de plus en plus allongé, et pour se présenter finalement comme une fibre véritable.

Autant qu'il est permis d'en juger par les faits acquis, le sarcoplasme paraît privé de la faculté de se produire une membrane périphérique ; aussi, dans le cas d'origine mésenchymateuse, comme le sarcoplasme lui-même constitue le revêtement de la fibre, celle-ci est nue et dépourvue de toute enveloppe. Il n'en est pas ainsi pour la genèse épithéliale ; une certaine quantité de protoplasme ordinaire, reste de la cellule initiale, est laissée en dehors de la substance musculaire ; ce protoplasme donne naissance à une fine membrane élastique, qui s'applique sur le sarcoplasme à mesure qu'il apparaît, et lui constitue une enveloppe, le *sarcoleme*. La présence d'un sarcoleme réel semble liée à une origine épithéliale de la fibre, et son absence à une origine mésenchymateuse. C'est pour cette raison que les fibres lisses des Vertébrés, avec les fibres musculaires du cœur de ces mêmes animaux, sont privées de sarcoleme, car elles sont fournies par le mésenchyme de l'embryon.

A la suite des différences profondes qui existent entre ces deux modes de développement, il est assez aisé, dans un assez grand nombre de cas, de distinguer entre elles les fibres musculaires des deux sortes. Celles qui proviennent des tissus épithéliaux portent, sur l'un de leurs côtés et en une petite zone de leur étendue, un amas minuscule de protoplasme granuleux contenant le noyau ; cet amas se trouve situé en dehors du sarcoplasme, et sous le sarcoleme, qu'il soulève plus ou moins à son niveau. Mais parfois, surtout si les fibres sont grandes, le protoplasme et le noyau sont réduits à l'excès par rapport au reste de l'élément, et sont entourés d'une manière plus ou moins complète par le sarcoplasme ; ce fait est assez fréquent chez les Vertébrés. Par contre, les fibres d'origine mésenchymateuse ont toujours leurs noyaux, et les gaines protoplasmiques de ces derniers, placés dans la substance musculaire même, et non en dehors d'elle. Cependant, malgré la netteté de ces divergences, il est parfois difficile de les reconnaître dans la pratique, autant à cause de la petitesse des portions primitives que des

modifications secondaires entraînées par le développement excessif du sarcoplasme.

Les considérations précédentes ne donnent guère que des indications générales sur l'origine, comme sur l'évolution, des tissus musculaires, et ne pénètrent point dans les détails. Il est pourtant, dans cette évolution, des modifications fort intéressantes qui atteignent surtout les fibres d'origine épithéliale, lorsqu'elles sont très grosses eu égard à leurs éléments générateurs ; le sarcoplasme se dépose tout d'abord sur l'une des faces de ces derniers, puis grandissant sans cesse et dans des proportions considérables, il finit par entourer tous leurs côtés, et par se comporter presque de la même manière que dans une fibre d'origine mésenchymateuse. D'autre part, dans ces tissus volumineux et complexes, le sarcoplasme de chaque fibre n'est pas homogène, mais subdivisé en étroites fibrilles parallèles ; or, ces fibrilles prennent d'ordinaire naissance indépendamment les unes des autres, et sont distinctes dès leur début. Ceci revient à dire que la substance musculaire est hétérogène dès le moment où elle se dépose, et partagée en fibrilles, qui se placent les unes à côté des autres au fur et à mesure de leur apparition. Si l'on ajoute à ces faits de nouveaux phénomènes qui surgissent, relatifs au plissement sur elles-mêmes des couches épithéliales qui se convertissent en assises musculaires, plissement destiné à accroître leur épaisseur, et à la pénétration de bandes conjonctives dans les intervalles laissés entre les plis, on aura ainsi une idée de la complexité offerte dans leur évolution par certains tissus musculaires : tels sont ceux des Vertébrés.

D'autres changements se manifestent encore dans les fibres musculaires, et relatifs aux noyaux. Lorsque ces fibres sont petites, elles ne contiennent d'ordinaire qu'un seul noyau, qui est la persistance directe de celui propre à l'élément générateur. Mais dans le cas où ces fibres sont fort longues, comme il en est pour celles des Vertébrés, des Arthropodes, elles renferment plusieurs noyaux, et en nombre souvent considérable. Cette différence conduit à distinguer des fibres



mononucléées et des fibres polynucléées, la présence de plusieurs amas nucléaires étant sans doute l'effet de l'accroissement considérable pris par le sarcoplasme. Les noyaux multiples proviennent du noyau primitif par sa bipartition répétée un certain nombre de fois, et accompagnée de celle du protoplasme qui l'environne; cette multiplication nucléaire s'effectue à mesure que la fibre augmente de volume.

Il est encore bien difficile de préciser l'origine exacte de tout le sarcoplasme d'une fibre. Un fait indiscutable est sa production première aux dépens du protoplasme de la cellule primitive; mais en est-il de même pour la substance musculaire engendrée par la suite, ou bien le sarcoplasme jouit-il de la propriété de s'accroître par ses propres forces? Il est encore malaisé de décider. Cependant, si l'on étudie avec soin et degré par degré l'évolution d'une fibre quelconque, on éprouve le sentiment que toute la substance musculaire de cette fibre est produite, au fur et à mesure de l'augmentation de taille, par le protoplasme de l'élément initial. Il semble que le sarcoplasme ne possède point en lui-même la faculté d'accroissement, et que, étant constitué par une matière organique modifiée d'une certaine manière afin de servir à une fonction bien déterminée, il perd par là plusieurs des propriétés du protoplasme normal. Sous ce rapport, le sarcoplasme serait assimilable aux substances fondamentales des tissus conjonctifs, et devrait être considéré comme une substance produite par un élément protoplasmique qui se l'adjoint, ne la sépare pas de lui, et lui donne une forme adéquate à sa fonction particulière.

Les diverses modifications qui convertissent les fibres musculaires en fibres lisses homogènes, fibres lisses fibrillaires et fibres striées, paraissent répondre à des transformations sur place opérées dans le sarcoplasme, et liées sans doute à la nécessité d'une rapidité contractile plus ou moins grande. Ces changements s'effectuent, autant qu'il est permis de conclure d'après nos connaissances actuelles, sans que l'origine exerce sur eux une action. Ainsi, il est des fibres

lisses d'origine mésenchymateuse, celles des Mollusques par exemple, et des fibres lisses d'origine épithéliale, comme celles des Archiannélides ; il est également des fibres striées d'origine mésenchymateuse, celles des Arthropodes et celles du cœur des Vertébrés, et des fibres striées d'origine épithéliale ; celles qui constituent les muscles de la vie animale des Vertébrés appartiennent à ce dernier groupe. En somme, ces modifications sont liées à des nécessités physiologiques, et ne dépendent en aucune façon de l'évolution première.

Les notions exposées permettent de concevoir, avec une netteté suffisante, les principales particularités du développement des tissus musculaires. — Ces derniers dérivent d'éléments primordiaux, qui produisent du sarcoplasme et passent ainsi à l'état d'éléments composés ; la substance contractile prenant sans cesse une extension toujours plus grande, son importance devient prépondérante, et la cellule primitive se trouve comme annihilée ; le caractère composé, tout en existant toujours, s'atténue, car il est moins reconnaissable à cause de l'amplification excessive de l'une des parties. Suivant la complexité des organismes, ces fibres sont plus ou moins grandes ; elles sont assez réduites chez un certain nombre d'animaux inférieurs et laissent aisément discerner en elles les cellules génératrices ; aussi paraissent-elles vraiment composées, et les nomme-t-on, suivant le cas, *éléments épithélio-musculaires* ou *conjunctivo-musculaires*. Cette disposition est souvent transitoire chez les animaux supérieurs ; le sarcoplasme acquiert un volume considérable et forme à lui seul, et de beaucoup, la majeure part de l'élément ; le nom de *fibre* exprime bien, dans ce cas, l'aspect général et la structure.

V. TISSUS NERVEUX. — Les notions acquises sur le développement des tissus nerveux sont bien incomplètes. Cependant, malgré cette imperfection, il est possible de se représenter dans ses traits généraux, et avec une précision suffisante, leur évolution, si l'on joint aux faits tirés de l'étude directe

des embryons ceux obtenus en comparant les unes aux autres les diverses sortes de ces tissus, partant de celles qui existent seules chez les animaux les plus simples et remontant à celles que l'on trouve chez les êtres supérieurs.

Les tissus nerveux proviennent de l'ectoderme, et sont toujours par là d'origine épithéliale. Cette provenance stricte n'a rien qui doive étonner, puisque ces tissus sont chargés de diriger les relations de l'organisme avec les milieux environnants ; l'ectoderme, étant placé à l'extérieur du corps, en rapport direct avec ces milieux, est plus influencé par eux que les autres feuilletts, et c'est lui, par suite, qui se trouve intéressé dans la genèse des tissus établissant ces relations. Certains auteurs pensent pourtant que, dans certains cas, les centres nerveux dérivent du mésoderme ou de l'endoderme. Il en serait ainsi, par exemple, pour les plexus de Meissner et d'Auerbach disséminés dans la paroi intestinale des Vertébrés ; il en serait de même, d'après d'autres embryologistes, pour les centres nerveux des Arthropodes, des Mollusques, pour les fins rameaux nerveux placés entre les fibres musculaires des Annélides. Aucun fait ne confirme ces opinions ; et, toutes les fois où l'on a pu suivre le développement complet d'un centre neurique et des nerfs qui en dépendent, on a toujours vu le centre provenir de l'ectoderme et les nerfs se fermer aux dépens du centre, et jamais le contraire. Parfois des abréviations évolutives, dues à la présence dans l'embryon d'abondantes réserves alimentaires, font qu'il est difficile de se prononcer sur l'origine exacte ; des études précises et des comparaisons avec des phénomènes moins modifiés ont toujours, dans ces cas spéciaux, permis de se prononcer en faveur de la provenance ectodermique.

Comme l'exposé précédent le montre déjà, les tissus nerveux sont produits en deux fois ; l'ectoderme donne d'abord naissance aux centres, puis ceux-ci engendrent les nerfs. Cette succession n'existe, bien entendu, que chez les animaux supérieurs pourvus de centres neuraux ; dans le cas où ces derniers font défaut, l'ectoderme fournit directement les

fibres qui se répandent dans l'organisme. Les zones ectodermiques intéressées commencent par proliférer activement et par s'épaissir ; parfois, cette amplification est précédée par le creusement de la zone en une gouttière plus ou moins profonde, qui est même capable de se convertir en un tube ou en un canal, comme il en est pour les Vertébrés ; ailleurs, chez les Annélides par exemple, l'épaississement existe seul.

Les ébauches des centres nerveux sont dès lors constituées par des amas cellulaires. Les éléments de ces derniers, souvent confondus au préalable en un syncytium, perdent leurs contours entiers, deviennent rameux, et émettent des prolongements ; une telle modification, beaucoup moins prononcée pourtant, mais qui suffit pour montrer les premiers indices de ce changement de forme, existe dans les cellules normales du corps muqueux de la peau des Vertébrés, ce dernier étant une dépendance de l'ectoderme. Certaines de ces expansions vont se joindre à leurs similaires venues des éléments voisins, et établissent entre ceux-ci des communications directes ; mais l'une d'elles s'allonge considérablement, et s'étend peu à peu dans l'organisme pour aller se mettre en relation avec une fibre musculaire ou avec une cellule épithéliale ; cet appendice, qui correspond sans doute au *prolongement de Deiters* de la cellule nerveuse adulte, n'est autre que le *cylindre axe*. Ce dernier, quelle que soit son étendue, est continu d'un bout à l'autre, et correspond tout entier à une expansion de l'élément nerveux dont il provient, à une partie de cellule ; il est enveloppé d'ordinaire par une gaine plus ou moins complexe, et, lorsque plusieurs d'entre eux sont groupés, leur ensemble constitue un *nerf* partant du centre neurique pour se rendre dans le corps.

---

## CHAPITRE VII

### DÉVELOPPEMENT DES ORGANES.

I. GÉNÉRALITÉS. — Un *organe*, en prenant ce terme dans son sens le plus étendu, est *un ensemble de tissus possédant une forme et une fonction déterminées*. Les organes des Métazoaires inférieurs sont très simples, et ne se composent souvent que d'un seul tissu ; ainsi le tube digestif d'une *Hydre*, si on le suppose séparé des parties qui l'entourent, est représenté par une couche épithéliale unique ; à ce degré d'infériorité, l'organe se confond avec le tissu. La complexité est plus grande chez les Métazoaires supérieurs ; les organes sont plus nombreux, moins uniformes, et sont d'ordinaire constitués par des tissus divers qui s'accolent les uns aux autres, leur amas ayant un aspect précis et servant à assurer la même fonction. L'intestin d'un Vertébré, par exemple, compose sa paroi d'une assise épithéliale interne (l'endoderme), que supporte une couche conjonctive renfermant des fibres musculaires, des vaisseaux sanguins et lymphatiques, et limitée elle-même en dehors par une nouvelle assise épithéliale (l'endothélium péritonéal). La complexité est donc extrême, car plusieurs tissus doivent se grouper pour ne former qu'un seul et même appareil.

La présence d'organes est intimement liée à la division du travail physiologique. Cette dernière exerce déjà son influence sur la cellule unique qui constitue le corps de la plupart des Protozoaires, en ce sens que certaines régions du protoplasme de cette cellule sont chargées des fonctions de locomotion, d'autres des fonctions de nutrition, etc. Mais son action est encore plus grande chez les Métazoaires, et aboutit à des résultats plus considérables, car elle l'exerce sur

des groupes de cellules entières, capables de subir dans leur structure des modifications intenses. De plus, à mesure que les fonctions se compliquent et augmentent en nombre, les appareils croissent de même en quantité et en complexité, de sorte que les Métazoaires supérieurs possèdent un chiffre considérable d'organes doués de rôles divers. Par contre, les plus simples des animaux pluricellulaires n'en montrent qu'un chiffre restreint.

Il suit de là que la structure organique accroît son importance à mesure que l'on remonte des Métazoaires inférieurs aux plus élevés; cet accroissement est surtout le fait du feuillet blastodermique moyen, du mésoderme. Les changements subis par l'ectoderme et par l'endoderme sont assez peu étendus; ces assises se bornent à donner les couches épithéliales qui limitent le corps en dehors (ectoderme), ou qui entourent la cavité intestinale (endoderme), et leurs glandes annexes. L'ectoderme subit cependant, du moins en partie, des modifications assez amples, car il donne naissance aux centres nerveux et à la plus forte part des organes sensoriels. Mais, dans la grande majorité des cas, les transformations les plus considérables sont offertes par le mésoderme, qui tantôt engendre par ses propres ressources des organes entiers, et tantôt se joint aux deux autres feuillets pour leur fournir divers tissus et constituer avec eux certains organes déterminés.

Ce rôle joué par le mésoderme est d'autant plus chargé que la structure générale de l'organisme est plus complexe. Le feuillet moyen des Métazoaires les plus simples est souvent fort réduit, et, s'il atteint parfois un certain volume, il conserve une disposition peu diversifiée; l'ectoderme et l'endoderme sont les plus importants. Il n'en est pas de même pour les Métazoaires supérieurs; l'accroissement en complexité se porte sur le mésoderme presque seul, qui augmente de beaucoup sa masse, et se prête à un grand nombre de modifications différentes. Aussi, en examinant les phases embryonnaires offertes par ces animaux, voit-on le

feuillet moyen subir des transformations de beaucoup plus étendues et plus profondes que l'ectoderme ou que l'endoderme.

Ces considérations montrent déjà, du moment où l'économie entière comprend des organes assez nombreux, que la plupart de ces derniers sont produits soit par le mésoderme seul, soit par le mésoderme allié aux deux autres feuillets et leur fournissant les tissus nécessaires pour compléter leur structure. Il est utile, afin de préciser une telle notion, de prendre un exemple en examinant l'origine des principaux organes d'un animal complexe, d'un Vertébré supérieur. Les téguments, la peau, de cet être sont formés par l'ectoderme uni au mésenchyme périphérique, c'est-à-dire à cette partie du mésoderme qui subit la désagrégation mésenchymateuse et se place sous le feuillet extérieur; celui-là donne l'épiderme et ses dépendances, celui-ci fournit le derme. La paroi du tube digestif est constituée également par l'endoderme joint au mésenchyme splanchnique, qui se trouve autour du feuillet interne; l'endoderme engendre l'épithélium intestinal, et le mésenchyme produit le tissu conjunctivo-musculaire qui supporte ce dernier. La même structure et la même provenance existent encore pour toutes les dépendances du tube digestif, tout aussi bien pour l'appareil respiratoire que pour les glandes annexes, telles que le foie et le pancréas; la substance propre, ou épithélium glandulaire de ces dernières, est bien d'origine endodermique, mais le tissu conjunctif placé entre les lobules, celui de la membrane d'enveloppe, proviennent du mésenchyme mésodermique. Les organes donnés par le mésoderme seul sont nombreux; tel est l'appareil circulatoire entier, le squelette, les muscles, le tissu conjunctif avec toutes ses variétés; ces derniers occupent donc dans le corps une place de beaucoup prépondérante.

Si l'on fait le décompte des principaux systèmes de l'économie chez les Vertébrés supérieurs, et si l'on recherche leur origine dans les feuillets blastodermiques, on obtient

les résultats suivants : l'ectoderme engendre l'épiderme et les centres nerveux; l'endoderme donne l'épithélium intestinal, et celui de la plupart des glandes annexées au tube

Fig 117

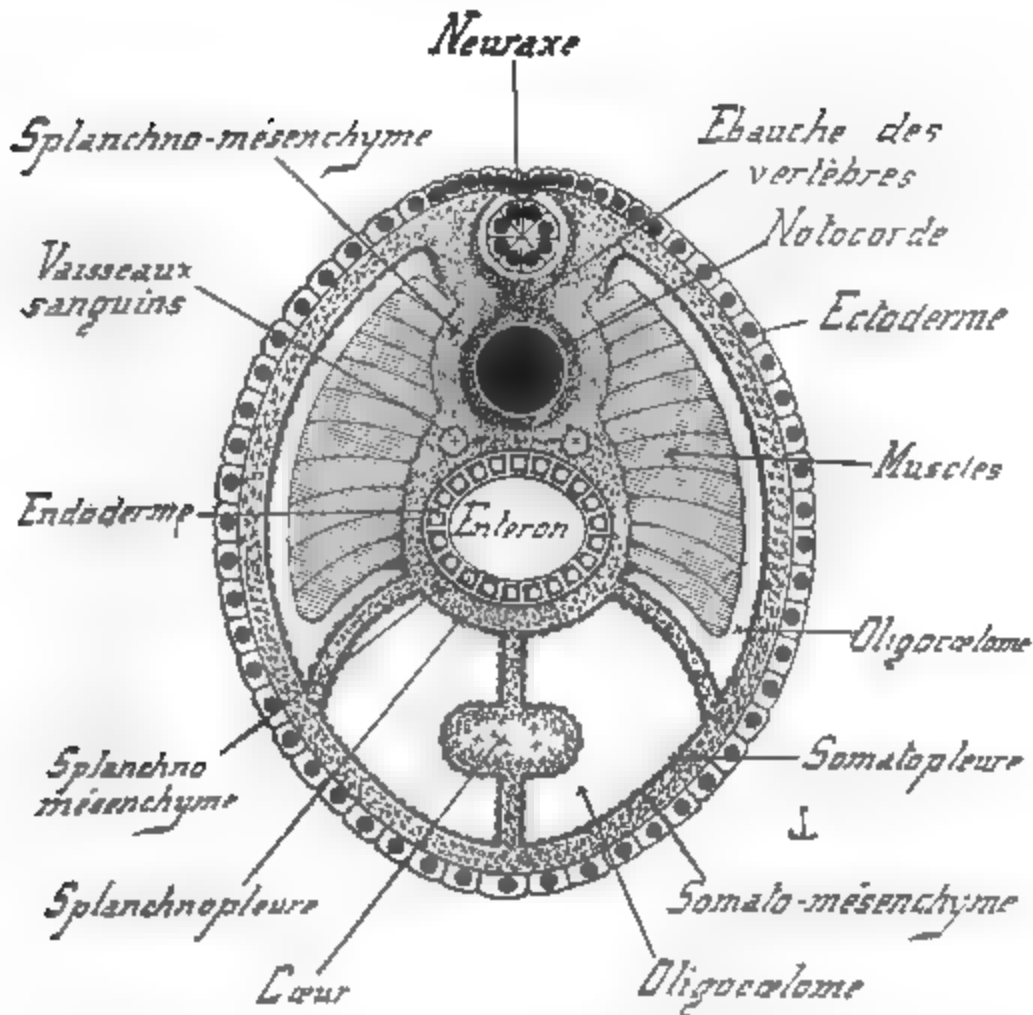


Fig. 117. — Coupe transversale diagrammatique et simplifiée d'un Vertébré, pour montrer la constitution de l'organisme à l'aide d'un mésoderme double. — Comparer à la figure 116, p. 181, qui représente un état moins avancé du développement.

digestif; le mésoderme fournit tout le reste. Ce feuillet se dédouble, chez ces êtres, en mésenchyme et épithélio-mésoderme; son mésenchyme somatique produit le derme, avec certains os craniens; son mésenchyme splanchnique engendre



le tissu connectif du corps entier, les cartilages et la plupart des os, l'appareil circulatoire, et les parois des viscères ; l'épithélio-mésoderme donne toute la musculature, sauf celle du cœur et des parois viscérales, qui provient du splanchno-mésenchyme. L'importance du mésoderme dans la genèse des organes est donc considérable ; et ces notions sont applicables, avec quelques atténuations cependant, à la plupart des Métazoaires ; la complexité organique de ces êtres est, pour la majeure part, le fait du mésoderme presque seul.

II. EXAMEN DES PRINCIPAUX APPAREILS ORGANIQUES. — Il n'est point du cadre de cet ouvrage d'entrer dans de bien longs détails au sujet de la production des organes ; la plupart des particularités importantes, offertes à cet égard par les animaux, sont du ressort de l'embryologie comparée. Plusieurs considérations générales, appliquées à chaque système pris en lui-même, sont cependant utiles à reconnaître.

*Téguments.* — On désigne sous ce nom les couches extérieures du corps, qui sont représentées d'ordinaire, non par l'ectoderme seul et détaché du reste de l'organisme, mais par ce feuillet uni à une partie du mésoderme sous-jacent. Celle-ci, qui est tantôt formée par du mésenchyme, et tantôt par de l'épithélio-mésoderme, se compose d'habitude d'un tissu conjonctif, ou d'un tissu musculaire, ou des deux réunis ; plusieurs de ses éléments ont pour fonctions, dans certains cas, de produire des pièces squelettiques, comme les *os dermiques* des Vertébrés et le *test* des Échinodermes. L'ectoderme reste rarement nu ; il se recouvre souvent d'une *cuticule* qu'il sécrète, et qu'il rejette en dehors de lui pour s'en faire une enveloppe ; cette dernière n'adhère pas toujours à l'ectoderme qui lui a donné naissance, et permet à l'individu de se mouvoir dans l'espace qu'elle limite ; tels sont les *tubes* et les *loges* de certains animaux. Les téguments se recouvrent souvent d'appendices divers, les *phanères*, qui sont d'ordinaire produits par l'ectoderme seul.

*Système nerveux.* — Les observations acquises à la science permettent de poser, comme règle commune à presque tous les animaux, sinon à tous, que les centres nerveux dérivent de l'ectoderme et les nerfs des centres nerveux. Les ébauches de ces derniers varient dans leur forme suivant la disposition de l'économie. Si le corps est rayonné, c'est-à-dire orienté suivant une symétrie radiaire, les centres nerveux offrent plus ou moins l'aspect d'un anneau d'où partent les nerfs. Si le corps est allongé, orienté d'après une symétrie bilatérale, d'après un plan médian et longitudinal qui divise l'organisme en une moitié droite et une moitié gauche, les ébauches des centres nerveux sont médianes. Contrairement à l'opinion admise par divers auteurs, chaque centre est simple à son début ; mais cette unité première ne se conserve pas longtemps, car souvent, et les Vers avec les Arthropodes en offrent de fréquents exemples, l'ébauche se divise en deux parties, qui tantôt se séparent l'une de l'autre, et tantôt restent accolées sur un espace d'étendue variable suivant les groupes ; chaque partie est chargée d'innervier la moitié correspondante de l'organisme. Ainsi la moelle ventrale, ou chaîne ventrale des Annélides, est souvent représentée par deux cordons parallèles, placés sur la ligne médiane ventrale du corps, qu'ils parcourent sur toute son étendue, et unis de distance en distance par des commissures transverses donnant à l'ensemble l'aspect d'une échelle. Ces deux bandes proviennent cependant d'une ébauche simple, d'un cordon unique qui s'est fendu, au fur et à mesure de son accroissement, en deux parties parallèles. Cette division est produite par l'agrandissement excessif des deux côtés de la moelle primitive, son milieu restant exigü ou même s'atrophiant par places ; les côtés amplifiés donnent les cordons, qui semblent distincts l'un de l'autre alors qu'ils ont une commune origine.

Les organes sensitifs les plus simples, ceux que l'on trouve communément chez les animaux inférieurs, sont engendrés par l'ectoderme seul ; les appareils plus complexes, comme les

yeux des Vertébrés, contiennent des parties mésodermiques. Mais, même dans ce cas, les régions les plus importantes sous le rapport fonctionnel, chargées de recevoir les impressions données par les milieux extérieurs, proviennent de l'ectoderme. Cette origine est souvent directe; pourtant elle est parfois indirecte, en ce sens que la région sensitive est formée par les centres nerveux; telle est la rétine de l'œil des Vertébrés, qui n'est pas formée sur place par l'ectoderme, mais est produite par une expansion qu'émet l'ébauche du cerveau chez le jeune embryon.

*Système digestif.* — Le tube digestif des animaux provient, pour la plus grande part, de l'entéron de leurs embryons. Celui-ci, toujours limité par l'endoderme qui donne l'épithélium intestinal, ne disparaît pas; il s'accroît pendant que l'organisme augmente ses dimensions, se modifie de diverses manières suivant les groupes, et fournit ainsi l'appareil entier, sauf les régions qui avoisinent la bouche et l'anus. L'entéropore, ou orifice permettant la communication de l'entéron avec le dehors, ne devient pas toujours la bouche; d'ordinaire, la zone ectodermique qui l'entoure se déprime de manière à former une cavité au fond de laquelle il se trouve placé; cette cavité donne la première partie du système digestif, celle qui est désignée d'habitude par les expressions de *bouche* et de *pharynx*. Lorsque l'entéropore n'existe pas, et il en est ainsi dans la plupart des développements d'embryons pourvus d'abondantes réserves nutritives, cette dépression prend également naissance, va à la rencontre de l'entéron qui jusque-là restait clos, s'unit à lui, et lui permet de communiquer avec le dehors; elle engendre également la bouche et le pharynx.

Ainsi, et les exceptions à cette règle sont peu nombreuses, les régions initiales du tube digestif ne sont point engendrées par l'entéron; partant, elles se trouvent limitées par l'ectoderme, non par l'endoderme. Ces régions sont plus ou moins développées suivant les types d'animaux; tantôt elles se bor-

nent au pourtour de l'ouverture buccale; tantôt elles sont plus grandes, et comprennent aussi le pharynx et même

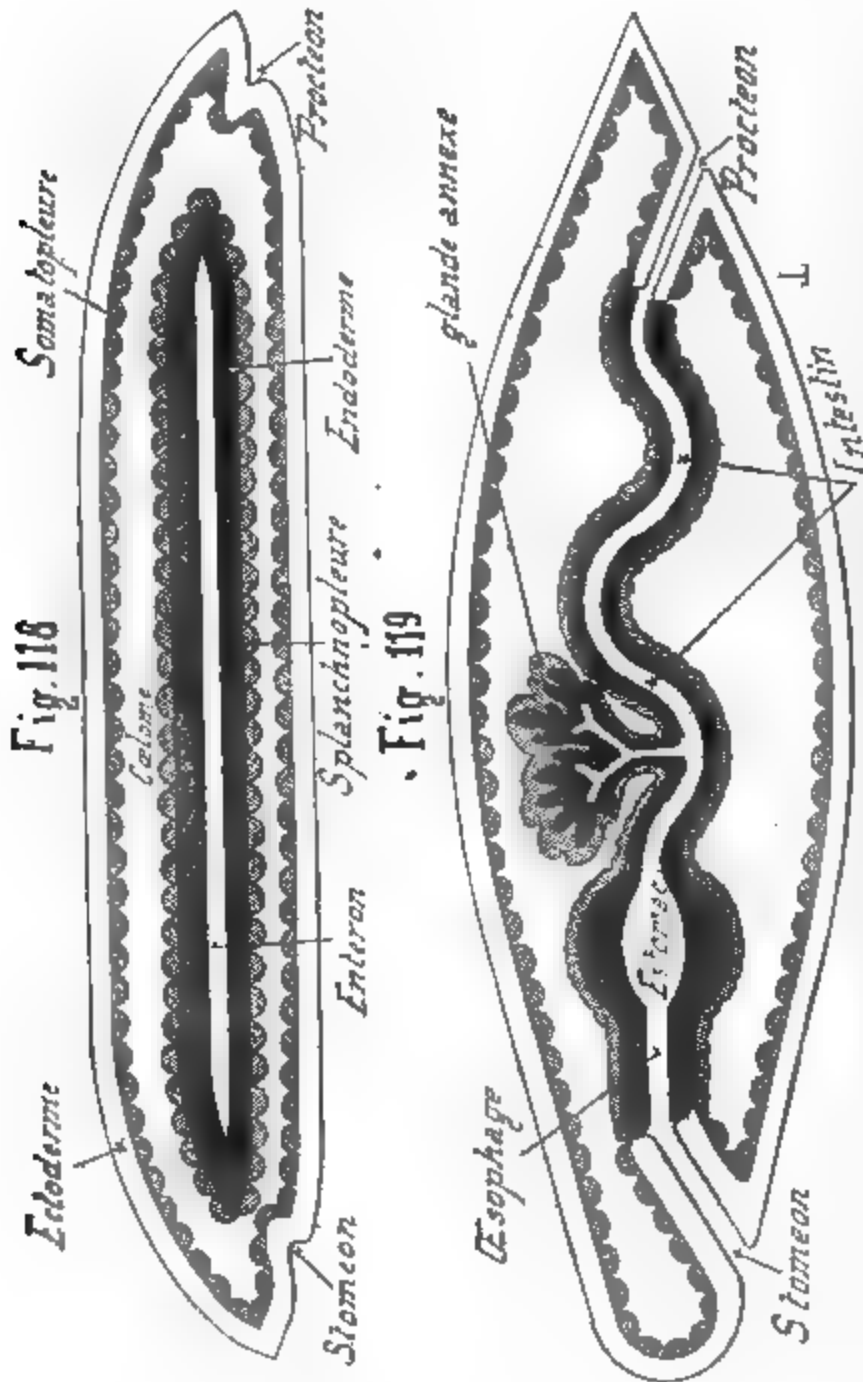


Fig. 118, 119. — Coupes diagrammatiques longitudinales de l'organisme d'un Cœlomate, destinées à montrer le développement de l'appareil digestif dans le cas de genres planulaires des feuillets blastodermiques. — En 118, embryon muni de ses feuillets blastodermiques définitifs, de son cœlome, et de son entéron qui ne communique pas encore avec le dehors, ébauches du stoméeon et du proctéeon. — En 119, embryon plus avancé; le stoméeon et le proctéeon se sont unis à l'entéron; ce dernier s'est modifié pour former les diverses parties de l'appareil digestif.

l'œsophage, soit en totalité, soit en partie; enfin, chez les Arthropodes, elles prennent une extension considérable au point de produire l'estomac de ces animaux. De semblables

phénomènes, mais moins prononcés pourtant, sont offerts par les zones digestives voisines de l'anus ; celles-ci, qui correspondent à tout ou partie du rectum, sont d'origine ectodermique et ne dérivent en rien de l'entéron.

Il suit de là que le tube digestif est engendré par trois ébauches, qui s'abouchent les unes avec les autres de manière à donner un canal continu. L'une, la première par la

Fig. 120-121



Fig. 120, 121. — Figures faisant suite aux précédentes (fig. 118, 119), et destinées à montrer les mêmes phénomènes dans le cas de *genèse gastrulaire des feuilletts blastodermiques* ; la région antérieure est seule représentée. — En 120, l'entéron communique avec le dehors par son entéropore. En 121, le stoméon ramène l'entéropore à une certaine profondeur dans le corps, de sorte que l'appareil digestif communique avec le dehors par l'orifice du stoméon et non par l'entéropore.

date de son apparition, la plus importante par les organes qu'elle produit, est l'entéron ; l'épithélium qui la limite provient de l'endoderme. Les deux autres, tardives par rapport à celle-ci, plus restreintes sous le rapport de l'étendue et sous celui de l'importance des appareils auxquels elles donnent naissance, correspondent à des dépressions ectodermiques. L'une d'elles, placée à l'entrée du tube digestif, porte la bouche ; elle a reçu de Balfour le nom de *stomodæum*, qui pourrait être transformé en celui plus bref de *stoméon*.

L'autre, située à la sortie de ce même système, est munie de l'orifice anal, d'où l'expression de *proctodæum* qui sert à la désigner, terme réductible en celui de *proctéon*. Ces trois ébauches dont les origines sont différentes, l'entéron, le stoméon et le proctéon, concourent donc à former l'appareil de la digestion.

Cet appareil porte souvent des glandes annexes. Parmi ces dernières, les unes dépendent du stoméon, d'autres du proctéon, les dernières enfin de l'entéron ; suivant leur provenance, leur épithélium glandulaire varie d'origine, car celui des glandes de l'entéron dérive de l'endoderme, alors que celui des autres découle de l'ectoderme. Les glandes salivaires des Vertébrés sont des exemples d'annexes appartenant au stoméon ; les tubes de Malpighi de certains Arthropodes sont de nouveaux exemples de glandes issues du proctéon. Par contre, le foie de tous les animaux, le pancréas des Vertébrés, sont engendrés par l'endoderme qui limite l'entéron.

En ramenant à leur état le plus simple les phénomènes offerts par les glandes dans leur développement, ces organes répondent simplement à des dépressions pratiquées dans les surfaces épithéliales qui limitent les ébauches digestives dont elles proviennent. Suivant le cas, ces dépressions s'allongent plus ou moins, restent indivises ou se partagent en branches plus ou moins nombreuses, acquièrent des aspects divers, mais leur origine est toujours celle qui vient d'être indiquée. Cependant, si l'embryogénie comporte la présence d'un abondant vitellus nutritif, la cavité de la dépression se trouve bien étroite au moment où celle-ci se forme, et même disparaît complètement ; la jeune glande est alors représentée par une masse cellulaire compacte, qui naît aux dépens de la surface épithéliale, et dans laquelle une cavité se perce d'une manière tardive. Ce fait n'est autre que la substitution d'un développement massif à un développement creux, substitution dont la genèse des feuilletts blastodermiques montre de fréquents exemples, et qui se manifeste

toujours lorsque l'embryon possède en lui-même une grande quantité de réserves alimentaires.

*Système irrigateur.* — Ce système est représenté par les cavités chargées de répandre dans l'organisme les substances nutritives; son nom, créé par H. Milne Edwards, exprime son rôle avec une telle justesse que des considérations plus explicites sont inutiles. Ainsi que cet auteur l'a montré, il existe, chez les animaux pluricellulaires, deux types de ce système: l'un particulier aux Cœlentérés, l'autre propre aux Cœlomates. Le premier, ou *système irrigateur gastrique*, est constitué par des diverticules en forme de canaux, que l'intestin envoie dans le corps et qui ne cessent de communiquer avec lui; son origine est aisée à concevoir d'après sa disposition, puisqu'il consiste simplement en expansions gastriques. Le second, ou *système irrigateur cœlomique*, est représenté par l'ensemble des cavités creusées dans le mésoderme, et qui ne communiquent en rien, chez l'animal adulte, avec l'intestin; de telles connexions se montrent bien parfois au début du développement de ces espaces, dans les genèses entérocoéliennes du feuillet moyen, mais disparaissent par la suite. L'ensemble de ces cavités est désigné par l'expression de *cœlome*.

Les principales manières d'être offertes par le cœlome, soit dans son origine, soit dans son état définitif, ont déjà été exposées dans le cinquième paragraphe du chapitre v de cet ouvrage; il est donc superflu de les mentionner à nouveau, et il suffit d'y renvoyer. Les seules particularités utiles à connaître portent sur les notions que l'on doit avoir sur le cœlome considéré comme appareil irrigateur.

Le cœlome se présente sous deux états: celui d'oligocœlome et celui de polycœlome. Chacun de ces états correspond à un type particulier d'appareil irrigateur. Les espaces cœlomiques sont toujours remplis par un liquide, le *plasma*; ce liquide est tantôt simple, tantôt chargé d'éléments figurés, les *globules*; mais, quoi qu'il en soit à cet égard, il se comporte

de manières différentes suivant qu'il est situé dans un oligocœlome ou dans un polycœlome. Dans ce dernier, il va de cavité en cavité, et se meut, se déplace dans le corps, un appareil pulsatile ou cœur étant d'ordinaire la cause déterminante de ces mouvements; par contre, les déplacements sont rares dans le cas d'oligocœlome, et se bornent à des courants peu étendus produits au sein du plasma par les contractions du corps, ou par le jeu des cils vibratiles dont sont munies les parois qui limitent le cœlome. L'appareil est donc *stagnant*, ou peu s'en faut, dans le cas d'oligocœlome, et *circulant* dans celui de polycœlome; d'où le nom d'*appareil circulatoire*, qui lui est accordé pour ce fait.

Ces deux états se combinent de manières diverses pour donner un cœlome simple ou un cœlome double. Dans ce dernier type, les cavités creusées dans le mésoderme appartiennent à deux systèmes qui ne communiquent pas entre eux. — Lorsque le cœlome simple est un oligocœlome, et les Chœtognathes offrent un exemple de ce fait, il n'existe point d'appareil circulatoire vrai, et les échanges nutritifs sont effectués par le seul plasma du cœlome, ce dernier constituant un système irrigateur stagnant. S'il s'agit d'un polycœlome, comme il en est chez les Mollusques lamellibranches, le plasma circule de cavité en cavité; l'appareil est donc circulatoire, et il est bon de lui donner le nom déjà connu de *système hœmolymphatique*. Le même fait est présenté par les autres Mollusques, par les Tuniciers, par les Arthropodes; abstraction faite de cet espace périviscéral, du *deuto-cœlome*, qui s'isole du reste du polycœlome pour constituer une vaste cavité placée autour des viscères.

Dans les cas de cœlome double, deux appareils irrigateurs sont placés côte à côte et ne communiquent point ensemble; l'un, stagnant, est représenté par l'oligocœlome, et l'autre, circulatoire, est constitué par le polycœlome. Celui-ci, lorsqu'il est simple, et beaucoup de Vers sont dans ce cas, porte le nom de *système sanguin*. Il est plus complexe chez les Vertébrés, dont les espaces polycœlomiques s'organisent



pour donner deux appareils circulatoires reliés l'un à l'autre ; l'un est le *système sanguin*, l'autre le *système lymphatique*. Ces animaux possèdent donc trois sortes d'appareils irrigateurs : l'un, stagnant, qui provient de l'oligocœlome ; les deux autres, circulant, qui dépendent du polycœlome.

Il suit de là que la présence d'un système circulatoire est toujours liée, chez les Coelomates, à celle d'un polycœlome, qui dépend elle-même de la nature mésenchymateuse du mésoderme. Un tel système n'existe donc que dans un mésenchyme, et les cavités qui le constituent sont produites par le blastocœle, auquel s'ajoutent les espaces formés en surplus dans le tissu du mésenchyme. Les notions établies dans le paragraphe 5 du chapitre v permettent d'accorder à ces données la plus grande créance.

Les cavités de l'appareil circulatoire sont rarement irrégulières ; elles prennent le plus souvent une forme tubuleuse, et se disposent de manière que leur ensemble présente un aspect ramifié. Cette structure s'acquiert au cours du développement ; ces espaces commencent par être irréguliers, puis ils arrêtent peu à peu leurs contours. Le plasma qu'ils contiennent est sans doute exsudé par les cellules mêmes qui constituent les parois des canaux circulatoires, et cette origine pariétale doit être étendue aux globules lorsqu'ils existent. Les premiers engendrés, parmi ceux-ci, sont des éléments détachés de la paroi et devenus libres dans le liquide plasmique ; ils donnent naissance aux autres par des bipartitions répétées, sauf dans le cas où ils revêtent un aspect particulier en s'adaptant à des fonctions déterminées, comme il en est pour les globules rouges des Vertébrés. Lorsque le développement embryonnaire s'effectue avec l'aide de matériaux nutritifs abondants, les ébauches des vaisseaux sanguins sont compactes ; les éléments internes de chaque ébauche se modifient en globules, et ceux placés à l'extérieur restent unis pour donner la paroi même du vaisseau. Ici encore se montre, une fois de plus, la substitution du type massif au type creux.

*Appareils respiratoires.* — Ces appareils, lorsqu'il en existe, sont tellement divers chez les animaux, qu'il est impossible de donner à leur égard des notions générales, sauf pour ce qui tient à leur origine première. Étant donné leur rôle, il est forcé que ces organes soient extérieurs au corps, ou bien dépendent d'un système qui communique librement avec le dehors ; ce système ne pouvant être que le tube digestif, il s'ensuit que les appareils respiratoires sont produits, soit par l'endoderme, soit par l'ectoderme, auxquels s'ajoutent des dépendances du mésoderme renfermant des expansions de l'appareil irrigateur. Les organes respiratoires engendrés par le tube digestif sont assez fréquents ; on les trouve chez les Vertébrés, les Tuniciers et les Enteropneustes. Ou bien les autres animaux sont privés de ces appareils, ou bien ceux qu'ils possèdent dérivent, quelles que soient leur forme et leur situation, de la paroi du corps, et sont limités par l'ectoderme.

*Organes de désassimilation.* — Ces organes, désignés d'une manière plus simple par l'expression de *reins*, appartiennent à deux types : les *reins accumulateurs* et les *reins excréteurs*. Les premiers, comme leur nom l'indique, accumulent en eux-mêmes les produits de la désassimilation, et ne les rejettent point au dehors ; ils sont constitués par des cellules isolées, ou par des groupes de cellules, qui augmentent en nombre ou en taille à mesure que s'accroît la durée de la vie de l'individu. Ces éléments se remplissent de granulations, souvent colorées en brun, et se brisent peu à peu en petits fragments, phénomène désigné par Ranvier sous le nom de *clasmatose* ; ils sont situés dans le tissu conjonctif, soit en des régions déterminées, soit à l'état diffus dans l'organisme entier. Les Tuniciers offrent un excellent exemple de cette sorte d'appareils.

Les autres reins, les reins excréteurs, consistent en canaux qui s'ouvrent au dehors d'une part, et se mettent de l'autre en communication avec le cœlome ; cette connexion est par-

fois directe, en ce sens que le canal débouche dans l'espace coelomique, parfois indirecte lorsque le conduit est fermé de manière à ne permettre les échanges avec le plasma que par diffusion.

*Organes sexuels.* — Ces organes comprennent deux choses chez les animaux : les cellules sexuelles d'une part, et, de l'autre, les conduits qui permettent à ces éléments de parvenir au dehors. Rarement ces derniers font défaut ; ce fait n'existe que chez divers êtres inférieurs, chez la plupart des Coelentérés et certains Plathelminthes tels que les *Némertes* ; comme les cellules reproductrices sont toujours placées dans l'intérieur de l'organisme, la paroi du corps est obligée de se briser par places pour leur permettre d'arriver à l'extérieur. Tous les autres animaux possèdent des conduits, qui s'abouchent d'un côté avec les ovaires ou les testicules, s'ouvrent de l'autre au dehors, et établissent ainsi des communications directes entre ces organes et les milieux ambiants.

L'origine des cellules sexuelles est très diverse chez les Coelentérés ; suivant les groupes, chacun des trois feuilletts blastodermiques est capable de leur donner naissance. Celles des Spongiaires proviennent du mésoderme ; et celles des autres représentants du type dérivent de l'ectoderme, ou de l'endoderme, ou du mésoderme, sans qu'il existe à cet égard beaucoup de régularité, des familles voisines étant capables de différer sous ce rapport. Quoi qu'il en soit de leur origine première, les éléments reproducteurs parviennent, pendant leur développement, dans le pléomésoderme de ces êtres, et y restent jusqu'à leur maturité. Puis la paroi du corps, ou celle de l'intestin, suivant leur situation sous l'ectoderme ou sous l'endoderme, crève à leur niveau, et ils sont rejetés ; dans le cas où leur expulsion se fait vers la cavité intestinale de leur générateur, ces éléments n'en arrivent pas moins au dehors, car ils sortent par la bouche.

Les cellules sexuelles des Coelomates sont toujours placées dans le mésoderme ; leurs amas, ovaires ou testicules,

dépendent de ce feuillet, et n'ont aucune relation d'origine avec l'ectoderme ni avec l'endoderme. Si le mésoderme est entièrement mésenchymateux, leurs ébauches sont situées dans une partie de la trame connective de ce mésenchyme. Si le mésoderme comporte un oligocœlome, ces ébauches dépendent de l'endothélium péritonéal qui le limite, c'est-à-dire de cette mince couche épithéliale qui entoure les espaces oligocœlomiques, et représente les assises les plus internes du feuillet moyen. Dans ce dernier cas, les éléments sexuels mûrs tombent dans la cavité cœlomique même, et y sont comme cueillis par les canaux vecteurs. Cette chute ne se produit pas toujours ; elle manque lorsque l'extrémité de ces conduits s'applique sur la masse sexuelle avec une telle justesse que les cellules reproductrices sont forcées de pénétrer directement dans l'intérieur des canaux ; il en est ainsi, par exemple, pour le testicule de tous les Vertébrés.

Les premières ébauches des glandes sexuelles s'accusent dans le corps alors que l'organisme n'est pas encore parvenu à l'état adulte, et se trouve même très éloigné de cet état. Les variations à cet égard sont assez nombreuses ; mais un fait constant porte sur la *nature* des cellules qui doivent fournir ces ébauches. Quelle que soit la date de leur apparition au cours des phases du développement, ces cellules proviennent *d'éléments qui n'ont subi aucune transformation particulière*, et ont gardé intacts leur protoplasme et leur noyau. Les blastomères issus de l'œuf fécondé donnent, en se partageant sans cesse, les éléments des feuillets, qui engendrent eux-mêmes les tissus et subissent des altérations dans des sens divers ; or, sans aucune exception, les ébauches des amas sexuels dérivent d'éléments qui n'ont supporté aucun changement, et conservent leur protoplasme tel que les blastomères le leur ont donné, tel que l'ovule fécondé l'avait fourni à ces derniers. Il suit de là que ce protoplasme possédant, sans subir aucune modification, toute la structure de la substance ovulaire, en possède aussi les propriétés, et se trouve capable de se prêter à son tour à de

nouvelles reproductions. Les facultés génératrices passent de l'ovule qui évolue en embryon aux ébauches sexuelles de ce même embryon ; celui-ci, devenu générateur, les transmet à ses descendants, qui les transmettent de même par la suite ; ces facultés ne se perdent donc pas pour reparaître, mais restent toujours les mêmes et se continuent de génération en génération. C'est de cette manière qu'il convient de modifier une notion fort discutée encore, exposée par Weissmann sous le nom de *théorie relative à la continuité du plasma germinatif*, et expliquée par cet auteur d'une façon trop systématique.

Tous ces phénomènes se réduisent aux données suivantes. L'oospore, qui rassemble en elle-même les propriétés génératrices de l'ovule et du spermatozoïde dont elle provient, se segmente pour produire toutes les cellules organiques d'un individu. Ces dernières appartiennent à deux groupes : les unes subissent des modifications particulières en vue de fonctions déterminées, et constituent la portion somatique de l'économie ; les autres restent indemnes de tels changements, et donnent la portion génératrice sexuelle. La substance de ces dernières, n'ayant reçu aucune altération, doit avoir conservé les facultés propres au protoplasme de l'oospore ; ces facultés ont peut-être diminué de valeur, mais elles n'en existent pas moins, et sont capables de reprendre à un moment donné leur intensité première, de manière à donner à cette substance toutes les propriétés nécessaires pour fournir un nouveau germe.

C'est pour cette cause que les éléments de la reproduction s'ébauchent toujours au courant des phases embryonnaires, non plus tard, et aux dépens de cellules conjonctives ou de cellules épithéliales, dont la substance, aussi bien celle du protoplasme que celle du noyau, n'a subi aucun changement. L'endothélium péritonéal, qui produit assez souvent les glandes sexuelles, est constitué par des cellules mésodermiques n'ayant supporté aucune altération ; il en est de même pour les cellules conjonctives qui leur donnent naissance

dans d'autres cas. Il est impossible d'aller plus loin dans ces considérations sans abandonner les faits. Il reste, en effet, à expliquer par quelle vertu une cellule sexuelle quelconque d'un organisme déterminé, ayant gardé une partie de la force génératrice de l'oospore dont elle provient, se trouve posséder à son tour une force égale à la précédente, et non cette partie seule. L'oospore produit à la fois une portion somatique et une portion reproductrice ; celle-ci n'a, avec la première, que des relations de réunion dans un même corps et de nutrition ; et cependant la cellule sexuelle est capable de créer à son tour une nouvelle portion génératrice et une nouvelle portion somatique. Il existe certainement une influence de cette dernière sur la première, qui est reçue par hérédité et se transmet de même ; il se manifeste une sorte de condensation dans l'élément sexuel de toute la capacité de modifications plastiques qui se trouve disséminée dans l'organisme entier ; la petite partie de faculté reproductrice qu'il a reçue de l'oospore se trouve accrue ainsi, et augmentée jusqu'à atteindre sa valeur complète. Mais ce sont là des spéculations qu'il est nécessaire de mieux préciser (voir chapitre ix).

Les mêmes considérations sont applicables, du reste, à la reproduction asexuée, et surtout aux phénomènes du bourgeonnement. Les régions qui donnent des bourgeons fournissent à ceux-ci les éléments des trois feuilletts sous une forme très simple, non altérée, et ne présentant aucune modification dans un sens spécial ; cet état paraît être indispensable pour l'accumulation en leur substance de propriétés génératrices nombreuses. La fissiparité et la gemmulation sont plus aisées à comprendre, car le corps des descendants n'a guère qu'à se compléter pour devenir parfait, alors qu'un jeune bourgeon est obligé d'engendrer tous ses organes, et rappelle sous ce rapport un embryon pourvu seulement de ses trois feuilletts.

Étant données, chez les Cœlomates, les relations établies entre les cellules sexuelles et les cavités cœlomiques, les canaux vecteurs se trouvent représentés le plus souvent par

les conduits rénaux, qui sont chargés de faire communiquer le cœlome avec le dehors, ou par des dépendances de ces conduits. Parfois cependant, et les Arthropodes avec les Échinodermes offrent des exemples à cet égard, les appareils excréteurs n'ont rien de commun avec les organes sexuels, et ceux-ci possèdent des conduits particuliers. Quoi qu'il en soit sous ce rapport, les portions des canaux sexuels qui avoisinent les testicules et les ovaires, dérivent ordinairement du mésoderme ; les autres, qui sont en relation directe avec l'extérieur, proviennent de l'ectoderme.

---

## CHAPITRE VIII

### DES FORMES EMBRYONNAIRES.

#### § 1. Généralités.

**I. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.** — L'ovule est, dans l'organisme du générateur, une cellule privilégiée ; celui-ci lui fournit, dans la mesure du possible, des enveloppes destinées à le protéger, et des matériaux nutritifs ; dans le cas où le générateur ne produit point de membranes d'enveloppe, celles-ci n'en prennent pas moins naissance, car elles sont engendrées par l'ovule lui-même. Qu'il s'agisse d'un follicule ou d'un chorion, c'est-à-dire d'une membrane cellulaire ou non cellulaire, et quelle qu'en soit l'origine, ces couches périphériques, qui servent à protéger la substance de l'ovule contre l'action des milieux extérieurs, existent encore, du moins dans la plupart des cas, lorsque l'embryon commence à se développer, et concourent également à assurer sa protection contre les agents du dehors. L'embryon, chez la plupart des animaux, n'est donc pas nu dans le monde extérieur ; il est entouré par des assises de provenances diverses, qu'il est permis de désigner dans leur ensemble sous le nom de *coques ovulaires*, parfois très complexes et épaisses, ailleurs fort minces et réduites à la seule membrane vitelline. Ces enveloppes existent plus ou moins longtemps autour du petit être ; celui-ci les abandonne, suivant les groupes, à des moments variables de son évolution, et lorsqu'il est capable de progresser par lui-même. Ainsi, même dans le cas où les œufs, au lieu d'être conservés par leur générateur et incubés, sont expulsés avant ou peu après la fécondation, les embryons qui proviennent d'eux conservent leurs coques, et s'en servent pour s'isoler de ce qui les entoure.



D'autre part, l'ovule contient, sous la forme de deutolécithe, des réserves nutritives qui sont forcément transmises à l'embryon issu de lui; l'abondance de ces réserves est sujette à un nombre considérable de variations, déjà connues pour avoir été exposées dans le chapitre traitant de l'ovule (iv, § 4), et cette diversité entraîne des conséquences remarquables.

Lorsque l'œuf est pauvre en vitellus nutritif, l'embryon qui naît de lui épuise rapidement cette substance alimentaire; et, pour continuer son évolution, il est obligé de se nourrir par lui-même, c'est-à-dire de puiser dans les milieux extérieurs des substances capables de servir à sa nutrition. Cette obligation est la condition exclusive et nécessaire de la continuité du développement; si l'embryon est incapable de s'y prêter, son évolution est arrêtée. Mais cet embryon n'est pas formé, il est encore à l'état d'ébauche, ses organes sont à peine indiqués; cependant il lui faut quitter sa coque ovulaire et agir comme s'il était un animal parfait, c'est-à-dire se déplacer et s'alimenter. Ces embryons ébauchés, qui deviennent libres à cause de la privation de réserves alimentaires, sont désignés, d'une manière générale, par le nom de *larves*.

Il n'en est plus ainsi lorsque l'œuf est riche en deutolécithe. L'embryon trouve en lui-même, dans sa propre matière, toute la réserve nutritive qui lui est nécessaire; il y puise donc, et se nourrit aux dépens des aliments qu'elle contient, soit que l'ovule dont il provient ait été rejeté au dehors, soit qu'il ait été conservé par son générateur dans son organisme; parfois, dans le cas du placenta des Mammifères, par exemple, le générateur fournit à l'embryon, au fur et à mesure de son développement, toute l'alimentation qui lui est utile. Il suit de là que l'embryon n'a pas besoin de quitter sa coque ovulaire pour devenir libre; il reste dans son intérieur, ne l'abandonne qu'au moment où il a épuisé son deutolécithe, et où il se trouve parvenu à l'état parfait ou non loin de cet état. L'embryon, ainsi renfermé dans cette coque ou contenu dans le corps de son générateur, se dé-

veloppe sur place; il est permis de lui donner le nom de *fœtus*, expression qui est appliquée d'ordinaire aux Vertébrés supérieurs, et qu'il est bon d'étendre aux autres animaux.

Les développements fœtaux et complets, c'est-à-dire dans lesquels l'embryon ne devient libre qu'au moment où il achève d'édifier son organisme, et où il ne diffère de l'adulte que par sa taille plus petite, sont relativement rares; la plupart des Vertébrés, certains Arthropodes tels que les Insectes inférieurs et divers Crustacés ou Arachnides, la plupart des Céphalopodes, des Hirudinées, des Nématodes, quelques Plathelminthes et Siphonophores, sont presque les seuls à en présenter. Les développements larvaires sont les plus nombreux; mais ils diffèrent beaucoup les uns des autres, car l'embryon sort d'autant plus tôt de sa coque ovulaire qu'il possède moins de deutolécithe; et, comme la quantité de cette réserve nutritive est sujette à variations, comme l'embryon est d'autant plus simple qu'il devient plus tôt libre, il s'ensuit que les larves sont très diverses sous le double rapport du moment de leur mise en liberté et de la complexité de leur structure. Il en est qui abandonnent leurs membranes protectrices pendant qu'elles ébauchent leurs feuillets blastodermiques, et sont par suite très précoces; d'autres sont beaucoup plus tardives et ne deviennent libres qu'à une phase très voisine de l'état parfait; entre ces deux extrêmes s'établit toute une série d'intermédiaires nombreux, qui effectuent une transition entre les développements larvaires les plus précoces et les développements fœtaux. En somme, la présence dans l'ovule d'un rare deutolécithe entraîne la formation hâtive d'une larve, et celle d'un deutolécithe abondant amène la genèse tardive de cet embryon libre; le retard étant d'autant plus grand que la richesse en réserves nutritives est elle-même plus considérable, ce retard pouvant aller jusqu'à donner une évolution fœtale.

Les embranchements des animaux montrent ces phénomènes avec constance, et les Vertébrés peuvent être choisis comme exemple. L'ovule de l'*Amphioxus* ne renferme

presque pas de deutolécithe ; aussi l'embryon est-il mis en liberté dès la phase blastulaire ; la production de la larve est ici très précoce. Les œufs des Amphibiens anoures contiennent du vitellus nutritif en plus grande abondance ; partant, les larves, nommées des *têtards*, quittent leurs membranes protectrices alors que la plupart de leurs organes sont plus qu'ébauchés, et presque complets. Enfin, les Reptiles et les Oiseaux emmagasinent dans leurs ovules une quantité considérable de substances nutritives ; en conséquence, le développement est fœtal, les jeunes ne quittant leurs coques qu'au moment où ils sont achevés, et semblables, sauf par la taille, à leurs générateurs.

Les Mollusques offrent des exemples analogues. Les ovules des *Dentales*, pauvres en deutolécithe, donnent des larves précoces et réduites, au moment où elles sont mises en liberté, à leurs feuilletts blastodermiques, c'est-à-dire à un petit nombre d'assises cellulaires. Les œufs de la plupart des Gastéropodes sont plus richement pourvus de matériaux nutritifs ; aussi les larves, dès l'instant de leur émission, présentent-elles des ébauches de bon nombre d'organes, de l'intestin, du pied, de la coquille, etc. Enfin, la plupart des Céphalopodes possèdent des ovules volumineux et abondamment munis de deutolécithe ; partant, les embryons quittent leur membrane protectrice alors qu'ils ont édifié leur organisme d'une manière presque complète.

Les principales des transitions sont seules données dans ces exemples ; elles-mêmes sont reliées les unes aux autres par des passages nouveaux, sur lesquels il est inutile d'insister, car on les conçoit d'après ceux qui sont signalés. La manière d'être de ces divers procédés est placée directement sous la dépendance de la teneur de l'ovule en deutolécithe ; plus ce dernier est abondant, plus tard l'embryon devient libre, et plus complexe il est au moment où il est rejeté dans les milieux extérieurs.

Les exemples choisis, destinés à montrer ces transitions, ont été pris parmi les Vertébrés et les Mollusques ; les autres

groupes d'animaux en donnent de semblables; et toutes les observations faites conduisent à cette notion, que la nature de l'évolution embryonnaire est directement liée à la nutrition de l'embryon, qui dépend elle-même de l'abondance de la réserve nutritive. Les caractères présentés à cet égard par les embryons ne proviennent pas d'une cause morphologique, mais d'une cause physiologique. Il est nécessaire, par suite, de ne pas les considérer tous comme ayant une valeur absolue, comme reproduisant toujours et avec fidélité les dispositions ancestrales, mais comme donnant ces dispositions avec des changements plus ou moins considérables, suivant les exigences de la nutrition. Les organes de l'*Amphioxus* ne sont pas produits de la même façon que leurs correspondants des Oiseaux, bien que leur équivalence complète soit indiscutable; les différences proviennent de ce que les premiers sont engendrés par un embryon devenu précocement libre, et forcé de se nourrir en empruntant son alimentation aux milieux extérieurs, alors que les seconds sont façonnés par des embryons abondamment pourvus de réserves nutritives.

La présence de ces dernières donne, en effet, à l'œuf une taille plus considérable, et lui permet de former de nombreux blastomères aux dépens desquels naissent les organes; ceux-ci se délimitent avec rapidité, du moins dans leurs linéaments principaux; l'ensemble des phénomènes donne le sentiment d'une hâte générale. Il n'en est pas ainsi pour les embryons issus d'ovules pauvres en deutolécithe; les blastomères qui constituent les feuillets blastodermiques sont moins nombreux; les organes s'ébauchent par une série de modifications successives, qui les font passer avec une certaine lenteur d'un état simple à un état plus complexe; ces changements s'effectuent, surtout les premiers, avec moins de rapidité que dans le cas précédent, et sont aisément discernables. Aussi désigne-t-on les évolutions larvaires par l'expression de *développements dilatés*, car les transformations subies par l'embryon sont lentes, comme espa-

cées, et régulièrement sériées. Par contre, les évolutions foétales, ou celles à larves tardives, sont dites *développements abrégés* ou *condensés*, car les modifications sont rapides et s'effectuent, surtout les premières, dans un laps de temps fort court. Le terme *développement dilaté* s'applique donc à l'embryogénie qui comporte peu de deutolécithe, et celui de *développement abrégé* ou *condensé* est accordé aux évolutions des embryons issus d'ovules riches en matériaux nutritifs.

Dans les embryogénies dilatées, les cellules se multiplient avec une certaine lenteur, à mesure qu'elles se groupent pour donner les ébauches des organes; aussi ces ébauches sont-elles creuses d'ordinaire, percées d'une cavité, car tous les éléments qui les constituent sont employés à donner les parois de cette cavité. Par contre, les cellules sont plus nombreuses dans les embryogénies condensées, et assez abondantes pour que la plupart des ébauches organiques soient composées, à leur début, par un amas solide privé d'espace vide central; la cavité, s'il doit s'en former une, prend naissance ultérieurement. Aussi, suivant que l'évolution embryonnaire est dilatée ou condensée, c'est-à-dire suivant que l'ovule contient peu ou beaucoup de deutolécithe, les organes s'ébauchent-ils de manières différentes; ils sont creux à leur origine dans le cas d'embryogénies dilatées, et pleins dans celui des développements condensés. La teneur de l'ovule en vitellus nutritif, qui exerce déjà une influence considérable sur l'aspect des embryons, a également une grande importance sur la forme des ébauches de la plupart des organes; si elle est peu considérable, le type de l'ébauche est *creux*, si elle est abondante, le type est *massif*.

Il importe de savoir lequel de ces deux types, et de ces deux modes de développement, rappelle d'une manière plus approchée les dispositions ancestrales. Autant qu'il nous est permis de conclure dans la limite de ce que nous sommes capables de voir et de comprendre, l'embryogénie dilatée, qui se fait au moyen de larves, reproduit le mieux l'évolution généalogique, et s'en rapproche beaucoup plus que l'autre.

Ces deux états, étant reliés par des séries de transitions, doivent être compris comme dérivant l'un de l'autre. Or, il est plus logique de penser que le mode condensé provient du mode dilaté que d'admettre l'inverse. Le premier est, en effet, plus complexe que le second, puisqu'il répond à la présence en surcroît d'un élément, le vitellus nutritif, qui manque au type dilaté ; la simplicité, la privation de deutolécithe, est en cette occurrence une preuve d'antériorité. De plus, avec une constance remarquable, les représentants les moins élevés d'un groupe naturel quelconque ont des œufs pauvres en matériaux alimentaires, et se développent suivant le mode dilaté, alors que les formes supérieures possèdent des ovules riches en deutolécithe, et montrent des embryogénies condensées ; cette comparaison conduit au même résultat que la considération précédente, et montre, pour sa part, que l'état ovulaire correspondant à la rareté du deutolécithe est primitif par rapport à l'autre. Puisque les passages déjà connus dénotent que l'un de ces modes dérive de l'autre par des modifications sans cesse plus profondes, il faut conclure que les développements dilatés sont les moins altérés, et reproduisent avec une plus grande justesse les transformations ancestrales.

Ces notions préliminaires permettent de comprendre toute l'importance de l'étude des formes embryonnaires ; il est utile d'aller plus avant dans cet examen, et de mentionner avec plus de détails les principales de leurs particularités.

II. DÉVELOPPEMENTS LARVAIRES OU DILATÉS. — On désigne par le nom de *larves* les embryons qui deviennent libres avant d'atteindre l'état parfait ; ces embryons sont obligés de se nourrir par eux-mêmes, afin de pouvoir subvenir, grâce à ces matériaux alimentaires qu'ils puisent dans les milieux environnants, à la genèse des éléments organiques qui leur manquent et à la transformation de ceux qu'ils possèdent. La présence de larves dans l'évolution embryonnaire n'est nullement liée à une cause morphologique ; elle dépend de

la teneur de l'ovule en deutolécithe, et existe toutes les fois où cette substance nutritive est insuffisante pour alimenter l'embryon jusqu'à son état définitif. Une seule exception à cette règle est offerte par les Mammifères placentaires; leurs œufs contiennent une petite quantité de vitellus nutritif, et cependant les embryons ne quittent leurs enveloppes qu'après avoir achevé leur développement; cette circonstance est due à l'union étroite qui s'établit entre le générateur et le fœtus. Un organe, le *placenta*, puise dans l'organisme maternel les matériaux qui sont nécessaires au petit être, et ce dernier est assez bien nourri pour n'avoir nul besoin de s'alimenter par lui-même. Cette particularité est encore offerte par d'autres animaux pourvus d'un placenta, comme certains Sélaciens, les *Salpes* parmi les Tuniciers, les Péripates; ou par les êtres dont les jeunes, après avoir éclos dans le corps de leur mère, dévorent les organes de cette dernière (divers Nématodes par exemple); mais elle n'est point aussi accentuée que chez les Mammifères.

Quelle que soit leur complexité au moment de leur émission, les larves sont obligées de subir des modifications pour parvenir à leur phase adulte; elles sont à l'état d'ébauches lorsqu'elles deviennent libres, et doivent compléter leur organisme. Ces changements portent non seulement sur les appareils internes, mais aussi sur l'aspect extérieur; on conçoit en effet que la disposition externe du corps se transforme, soit par des extensions plus grandes en certaines régions qu'en d'autres, soit par la production d'appendices nouveaux, ou par la modification de ceux qui existaient déjà. Ces altérations ont été désignées autrefois par A. de Quatrefages sous le nom de *métamorphoses*, et cette expression leur a été conservée. Les métamorphoses sont donc les changements subis par les larves qui évoluent pour devenir adultes; chaque larve est obligée de se prêter à un certain nombre de ces changements pour arriver à l'état parfait.

Il suit de là que les métamorphoses sont d'autant plus nombreuses, d'autant plus prononcées, que les larves sont

plus simples au moment de leur mise en liberté. Si les larves, en cet instant, sont déjà complexes et presque semblables à l'adulte, elles auront peu à faire pour s'achever, et leurs métamorphoses ne seront pas bien grandes. Il n'en est pas de même dans le cas des larves pourvues d'un organisme d'une grande simplicité ; il leur faudra subir des changements considérables avant de parvenir à se compléter, et leurs métamorphoses seront nombreuses et très accentuées. Les œufs pauvres en deutolécithe donnent donc, dans la règle, des larves à métamorphoses complexes, et ceux riches en matériaux nutritifs fournissent des larves à métamorphoses restreintes.

L'étude de ces variations larvaires est l'une des plus intéressantes que l'embryologie soit capable de procurer, et l'une des plus précieuses pour parvenir à la connaissance de l'évolution généalogique des animaux.

Les larves, ne trouvant point en elles des ressources alimentaires suffisantes, et étant tenues de les prendre dans les milieux environnants, produisent leurs organes avec une certaine lenteur, surtout les premières ébauches de ces organes, et permettent de suivre aisément les changements qu'ils subissent. D'autre part, les procédés suivant lesquels ces organes naissent et se développent, ne sont pas modifiés par l'existence de substances supplémentaires, telles que le vitellus nutritif ; car ce dernier, incapable de se multiplier par lui-même, et servant seulement d'aliment, gêne la multiplication cellulaire, et donne aux appareils des formes altérées par sa présence. Les larves reproduisent donc d'une façon plus précise les états présentés autrefois dans l'évolution généalogique. Aussi est-ce aux développements larvaires qu'il convient de s'arrêter, de préférence aux développements fœtaux, toutes les fois où l'on veut concevoir dans leur ensemble les affinités naturelles des êtres, ces affinités résultant de la généalogie de ces êtres. Les embryogénies condensées doivent être, à cet égard, laissées de côté dans la mesure du possible, car il est souvent difficile de décider si



les phénomènes qu'elles présentent sont primitifs ou modifiés; la méthode comparative permet parfois de se prononcer dans un sens ou dans un autre, mais jamais avec la même sûreté que dans les cas d'évolutions larvaires dilatées.

III. DÉVELOPPEMENTS FOETAUX, CONDENSÉS OU ABRÉGÉS. — Les développements abrégés sont ceux dans lesquels les ébauches de l'embryon entier et de ses organes acquièrent rapidement leur forme définitive, et parviennent à leur état parfait sans subir un trop grand nombre de changements autres que l'accroissement en taille, et les modifications histologiques des éléments. Les organes des larves se prêtent souvent à des métamorphoses complexes, qui ne rappellent en rien l'état définitif; par contre, ceux des fœtus semblent n'avoir d'autre but que se compléter directement, sans présenter trop de phénomènes accessoires; aussi désigne-t-on encore les évolutions fœtales par le terme de *développements directs*. Cette différence se comprend aisément. Les appareils de la vie larvaire doivent fonctionner pour permettre à l'être qui les possède d'accomplir toutes ses facultés vitales; par tant, ils prennent un aspect correspondant à leur fonction, aspect et fonction souvent différents de ceux qu'ils auront chez les adultes.

Il n'en est point de même pour les organes des fœtus, qui ne jouent aucun rôle tant que l'individu n'est pas libre; ils se bornent à acquérir leur structure, et ne fonctionnent pas; ils ne prennent, en conséquence, aucun aspect particulier connexe à un usage déterminé, et toute leur évolution consiste à revêtir leur disposition ultime.

Les embryologies fœtales proviennent de la présence dans l'ovule d'un abondant deutolécithe, ou parfois, comme dans l'exemple des Mammifères placentaires signalé plus haut, de relations nutritives établies entre la mère et l'embryon. Le premier effet de cette présence est l'augmentation du volume de l'œuf. Un second résultat est le nombre considérable, par rapport à celui offert dans les développements

dilatés, des blastomères issus de la segmentation ; le blastoderme et les feuillets qui proviennent de lui sont constitués par une grande quantité d'éléments cellulaires. D'autre part, la hâte génératrice, conséquence de l'accumulation des réserves alimentaires destinées à nourrir l'embryon, exerçant son influence sur ces feuillets complexes, leur permet de produire les organes en leur donnant rapidement leur structure définitive. Aussi les modifications lentes et successives que les larves sont obligées de subir durant leurs métamorphoses, les états intermédiaires qu'elles présentent, ne se montrent-ils nullement, ou sont-ils fort restreints dans les évolutions fœtales ; l'appareil atteint son état final, et se façonne de manière à y parvenir directement, en omettant la plupart des phases transitoires que les larves supportent pour arriver au même résultat. Les évolutions condensées méritent bien le nom d'*abrégées*, qui leur est donné parfois, puisque certaines particularités sont omises et ne se manifestent pas ; leur absence entraîne donc vraiment une abréviation génétique.

Cette absence s'exerce, avec une valeur diverse, sur tous les organes, mais elle est, dans la règle, d'autant plus grande, que l'organe est plus proche de son origine et que l'embryon est plus jeune. Aussi voit-on, dans les développements condensés, la plupart des phases relatives à la genèse régulière des feuillets blastodermiques et à l'ébauche première des appareils se présenter amoindries et même disparaître complètement, alors que les dernières des modifications, subies par les organes pour devenir parfaits, sont presque conservées dans leur intégrité.

Les altérations présentées par les embryogénies condensées, et consécutives à la présence de nombreuses réserves alimentaires, ne tiennent pas seulement à l'absence de certains états évolutifs, mais encore à un déplacement de certains autres. Ces derniers ne possèdent point, durant un certain temps, la disposition qu'ils offrent chez les larves correspondantes des animaux de leur groupe ; ils sont édifiés

d'après un mode qui leur est propre, et qui est encore une conséquence de la condensation du développement.

Les modifications qui surviennent dans l'évolution embryonnaire, à la suite de la présence dans l'ovule d'un abondant deutolécithe, sont trop nombreuses pour être signalées ici avec détail ; elles varient du reste d'un embranchement à l'autre, à cause des différences de structures, et cela se conçoit fort bien. Il est bon cependant de donner sur les principales d'entre elles des exemples destinés à les mieux faire saisir. Les altérations importantes sont au nombre de deux, et tiennent soit à l'*absence* ou *omission* de certaines phases, soit au *déplacement* de quelques organes.

L'*absence* ou *omission* correspond, comme son nom l'indique, à la disparition, dans les développements condensés de certains animaux, de phases qui existent dans les développements dilatés d'autres animaux appartenant au même groupe naturel que les précédents. Ce phénomène est des plus fréquents. Ainsi l'ébauche du squelette axial est d'abord représentée, chez les Vertébrés, par un cordon nommé *notocorde*, qu'entoure une *gaine* ; puis, des pièces squelettiques naissent dans les tissus qui enveloppent cette gaine, se joignent à elle, et donnent les *arcs vertébraux*. Une telle succession de phases est bien présentée par les embryons des Vertébrés inférieurs, mais non par ceux des Vertébrés supérieurs, dont l'évolution est très condensée ; au moment où apparaissent les arcs vertébraux, ils sont déjà unis à la gaine de la notocorde ; la phase relative à la progression de ces arcs, qui vont se souder à cette gaine, est donc omise. Un autre exemple est offert par le mésoderme des Vers annelés (Trochozoaires polymériques). Les ébauches de ce feuillet sont au nombre de deux, qui flanquent l'endoderme à droite et à gauche, et portent le nom de *bandelettes mésodermiques*. Ces bandelettes sont d'abord fort petites dans les développements dilatés ; elles naissent dans la région postérieure de la larve, et s'étendent peu à peu, en grandissant, vers l'extrémité antérieure, de manière à occuper le

corps entier. Il n'en est plus de même dans les évolutions condensées, chez les Hirudinées et les Oligochètes ; dès le moment où les bandelettes se délimitent, elles sont assez longues et assez vastes pour aller depuis l'extrémité antérieure de l'individu jusqu'à l'extrémité postérieure. Les phases relatives à l'extension des bandelettes sont donc absentes.

Le *déplacement* consiste en un changement de structure ou de disposition des organes embryonnaires ; ces derniers affectent chez les larves une certaine allure, que les développements condensés ne montrent pas, bien que les résultats définitifs soient semblables dans les deux cas, et lorsqu'il s'agit d'êtres appartenant à un même groupe naturel.

L'organe de la larve diffère par sa place, ou par sa forme, ou par le moment de son apparition, de son correspondant d'une évolution foétale, et cependant tous deux produisent le même appareil de l'adulte. Ces déplacements sont de deux sortes : ou bien ils ont lieu dans le *temps*, ou bien dans l'*espace*. Le premier cas est relatif à des déplacements dans la date d'apparition des organes, le second à des déplacements dans le corps de l'embryon.

Les exemples de déplacements dans le temps sont des plus fréquents. Ainsi, en chaque groupe naturel, les animaux dont l'embryogénie est dilatée produisent rapidement leur bouche avec la région qui lui est annexée ; cet orifice débute sous la forme d'entéropore, et naît en même temps que le protendoderme dans les évolutions gastrulaires ; puis la région buccale, ou stoméon, se délimite peu de temps après lui. Ce phénomène est, par contre, très tardif dans les évolutions condensées ; le stoméon n'apparaît souvent que vers la fin du développement embryonnaire, alors que tous les organes sont plus qu'ébauchés et presque complets. Une telle différence d'apparition se conçoit d'après une cause toute physiologique ; du moment où l'embryon possède en lui-même des matériaux nutritifs, il se borne à puiser dans cette réserve et à se l'assimiler ; la bouche, si elle existait, ne remplirait aucun rôle, car elle est destinée à recueillir

les aliments qui proviennent des milieux extérieurs. Aussi ne se perce-t-elle le plus souvent que dans une période tardive du développement.

D'autres exemples tout aussi frappants, et tout aussi généraux, du déplacement dans le temps, peuvent être pris parmi les phénomènes de la genèse des organes creux. Ces derniers, dans les embryogénies dilatées, sont creux dès leur première origine, et leur cavité se conserve pour devenir celle de l'appareil définitif; l'apparition de cette cavité est donc précoce. Par contre, les ébauches de ces mêmes systèmes sont pleines dans les évolutions condensées, et leur espace central ne se perce qu'assez tardivement; leur formation est donc déplacée dans la série chronologique des phases embryonnaires. Cette divergence répond à la substitution si fréquente du type génétique massif au type creux, dont il a été souvent question lors de l'étude des feuillets blastodermiques, substitution qui se retrouve souvent dans l'embryologie comparée; ce changement se trouve ici en son véritable lieu, car il n'est autre qu'un déplacement dans le temps du moment où apparaissent les cavités des organes.

Les déplacements dans l'espace, c'est-à-dire les différences qui existent entre les larves et les fœtus d'un même groupe naturel sous le rapport de la forme et de la position des ébauches organiques correspondantes, sont tout aussi fréquents que les précédents. Le cœur des Vertébrés en offre un excellent exemple. L'ébauche de cette partie du corps est simple et unique dans le cas d'évolutions dilatées; elle prend naissance au-dessous du tube digestif, lorsque ce dernier s'est complété et a revêtu sa forme cylindrique. Or, dans les développements condensés, le cœur provient de deux ébauches séparées, qui apparaissent indépendamment l'une de l'autre et se fusionnent, par la suite, pour ne donner qu'un seul organe. Cette altération est due à la présence d'une abondante réserve nutritive; l'appareil digestif reste ouvert pendant longtemps sur sa face ventrale, de manière que le vitellus pénètre aisément dans la cavité, et le cœur ne peut, par

suite, se délimiter au-dessous de lui, puisqu'il n'est pas fermé. Le cœur n'en est pas moins engendré, mais ses premiers vestiges se composent de deux parties distinctes, situées à droite et à gauche de l'intestin incomplet, et qui se réunissent l'une à l'autre au moment où ce dernier vient à s'achever; il leur suffit pour cela d'accompagner dans leur progression les bords intestinaux, qui se replient en bas pour s'affronter et se souder.

Un second exemple, tout aussi intéressant, est fourni par l'abdomen des Crustacés décapodes. Cette région du corps se façonne assez tard lorsqu'il s'agit d'évolutions dilatées, et naît dans la partie de l'organisme larvaire qui est directement opposée à la tête. Il n'en est plus de même dans le cas d'embryogénies condensées, lorsque le petit être accomplit presque tout son développement en restant enfermé dans sa coque ovulaire : tels les *Palæmon* ou Crevettes. La cavité limitée par cette coque est trop petite pour que l'embryon soit capable de l'occuper tout en restant étalé; il est obligé de se plier en deux, et de placer son abdomen sous sa région antérieure, la queue venant s'appliquer contre la région péri-buccale. Or, cette courbure ne se manifeste pas à mesure que l'embryon évolue, mais s'effectue directement. Dès les premières phases, l'abdomen s'ébauche sur la face ventrale de l'individu, immédiatement en arrière de la bouche, sous l'extrémité antérieure, et reste ainsi jusqu'à l'éclosion. Par ce fait curieux, il ne prend point naissance dans la zone postérieure du corps, mais dans la zone antérieure, et l'embryon se fend dans sa masse pour permettre à cette région, délimitée sur place dans une situation qui n'est pas la sienne, de prendre sa position réelle et de former la partie postérieure de l'organisme.

Ces phénomènes, tout aussi bien ceux tenant aux deux sortes de déplacements que ceux relatifs aux omissions de phases, montrent l'étendue des altérations génétiques offertes par les développements condensés. Sans insister davantage à leur égard, ils dénotent quelle réserve il faut apporter dans

leur interprétation, surtout dans le cas où l'on veut se représenter d'après eux les états primitifs des organes. Toutes les fois où la chose est possible, et dans chaque groupe naturel, la seule méthode précise pour arriver à ce résultat est de s'adresser de préférence aux évolutions dilatées.

IV. RÉSUMÉ GÉNÉRAL. — Ainsi, la teneur de l'ovule en deutolécithe exerce une grande influence sur la marche de l'embryogénie ; si cette réserve alimentaire est abondante, l'évolution s'abrège, se condense, et s'accompagne d'absences fréquentes de phases ou de déplacements ; si elle est restreinte, le développement s'accomplit avec une hâte moindre que dans le premier cas, et présente une série nombreuse et régulièrement ordonnée d'états génétiques. Dans ce dernier type, les embryons sont obligés de quitter sous forme d'ébauches leurs enveloppes, et deviennent des *larves*, qui subissent des métamorphoses pour parvenir à l'état parfait. Lorsque l'évolution est condensée, les embryons puisent en eux-mêmes tous les aliments qui leur sont nécessaires, et ne sortent de leur coque qu'au moment où ils le sont achevées ; ce moment étant tardif, et répondant à une phase très avancée, voisine de l'état définitif, si elle ne lui correspond pas. Les métamorphoses sont alors peu complexes, du moins celles qui se passent dans les milieux extérieurs, car le petit être a peu à faire pour devenir adulte. Les comparaisons entre ces deux modes et les transitions qui les relient dans chaque groupe naturel permettent d'admettre que le développement dilaté est primitif par rapport à l'autre ; celui-ci est altéré dans sa manière d'être par la présence de réserves nutritives, et il est nécessaire, pour s'élever de l'évolution embryonnaire à l'évolution généalogique, de s'adresser de préférence, toutes les fois où la chose est possible pour chaque groupe naturel, sinon d'une manière stricte et exclusive, aux embryogénies dilatées.

Les considérations précédentes se rapportent aux notions générales que procure l'étude des états embryonnaires ; il

reste à fournir quelques données sur les diverses formes présentées par les embryons à mesure qu'ils se convertissent en adultes. Ces nouvelles indications seront groupées en trois paragraphes, dont l'un traite des phases génétiques dans leur ensemble, le second des principaux types de développements larvaires, et le troisième des manières d'être les plus importantes offertes par les évolutions fœtales. Enfin, un dernier paragraphe sera consacré aux alternances de générations, c'est-à-dire aux différences qui existent parfois, et sous divers rapports, entre les générateurs et leurs descendants.

## § 2. Phases embryonnaires dans leur ensemble.

I. EMBRYONS CONSIDÉRÉS EN EUX-MÊMES. — Deux études distinctes s'établissent à cet égard; la première touche à l'ensemble de l'évolution, et notamment à la marche suivie par elle; la seconde tient aux résultats ultimes de cette évolution, lorsque les descendants d'un même générateur diffèrent entre eux sous le rapport de l'organisation.

La première étude porte à reconnaître deux sortes d'embryons; les uns, de beaucoup les plus nombreux, perfectionnent sans cesse leur économie jusqu'au moment où ils parviennent à l'état parfait; les seconds commencent par ébaucher leurs appareils, puis arrêtent ce mouvement évolutif, ou même détruisent en partie ceux qu'ils avaient déjà produits. Les premiers seront dits embryons *crescents*, et les seconds embryons *dégénérescents*.

Les *embryons crescents* se perfectionnent sous le double rapport de leur structure et de leur taille; ils compliquent la première, et augmentent en même temps la seconde. Cette dernière amplification n'est souvent pas égale dans toutes les parties du corps; il n'est pas rare de voir, chez certains animaux, plusieurs régions organiques de la larve grandir presque seules de manière à donner presque toute l'économie



de l'adulte, alors que les autres restent inertes à cet égard, ou ne s'accroissent que fort peu. Ces divergences s'accompagnent souvent de changements dans la symétrie générale; l'embryon jeune est arrondi ou ovulaire, comme l'ovule dont il provient, et disposé suivant une symétrie radiaire, alors qu'il s'oriente plus tard dans un sens différent, et devient bilatéral; ainsi la larve d'une Annélide, par exemple, est globuleuse, alors que l'adulte est allongé et vermiforme. De tels changements conduisent à distinguer entre le corps de l'adulte et celui de la larve dont il provient; le premier est le *métasome* ou *corps définitif*, le second est le *prosoma* ou *corps primordial*.

D'ordinaire, le prosoma évolue tout entier pour produire le métasome, avec quelques inégalités d'accroissement plus ou moins prononcées suivant les types d'animaux. Ailleurs, une partie du prosoma fournit seule le métasome presque complet, l'autre partie, pourtant aussi importante à son début ou même plus importante que la première, se bornant à donner une petite région du corps de l'adulte. Les Annélides montrent un exemple frappant de ce phénomène. Le prosoma de leurs larves est divisé en deux zones; l'une, grande et supérieure, possède la bouche; l'autre, plus petite et inférieure, porte l'anus. Si l'accroissement était régulier, la première devrait fournir la plus grande part du métasome. Il n'en est pas ainsi dans la réalité des faits; le corps presque entier de l'adulte provient de la seconde, et la région supérieure ne forme que la tête, ou peu s'en faut. Des exemples pareils sont présentés par des larves des Crustacés, et par celles de divers autres animaux.

Les *embryons dégénérés* sont ceux qui, après avoir produit les premières ébauches de leurs organes, ne poussent pas plus loin leur développement, ou même détruisent, soit en totalité, soit en partie, les appareils déjà engendrés. La dégénérescence porte tantôt sur la taille, tantôt sur la structure, souvent sur les deux ensemble. Les exemples de ce fait sont assez fréquents. Les mâles complémentaires des Crus-

tacés appartenant à l'ordre des Rhizocéphales en donnent un ; ces individus, dès l'instant où ils sont arrivés à un état dit *phase cypridienne*, en restent là, et n'augmentent leur taille pas plus qu'ils n'achèvent leur évolution. Tels sont encore les mâles de certains Géphyriens armés formant le genre *Bonellia* ; ces animaux sont de beaucoup plus petits et plus simples que les femelles, sur lesquelles ils vivent en parasites. La dégénérescence, dans ce cas, est plutôt un arrêt de développement (*embryons stationnaires*) ; elle touche à l'économie tout entière de l'être qui en est atteint. Ailleurs, la dégénérescence est réelle, et tient à la disparition par atrophie d'organes préexistants ; tels sont les individus hermaphrodites des Rhizocéphales déjà signalés qui, lors de leur phase cypridienne, possèdent des antennes et des pattes, et n'ont aucun vestige de cet appareil lorsqu'ils arrivent à l'état adulte.

Parfois la dégénérescence, au lieu d'atteindre la plupart des organes, se borne à l'un d'entre eux. Il en est ainsi pour les larves des Tuniciers caducicordés, tels que les *Ascidies*. Ces embryons sont munis d'une queue, destinée à les déplacer dans l'eau qu'ils habitent ; au moment où ils achèvent leur développement, ils se fixent à des supports par la région antérieure de leur corps, et restent désormais immobiles. Leur queue, devenue inutile, s'atrophie et disparaît complètement, au point que l'adulte n'en montre aucune trace. La dégénérescence est alors partielle.

Les embryons engendrés par un même générateur dans le cours de son existence ne se ressemblent pas toujours. La ressemblance s'applique à la grande majorité des cas, mais elle n'existe point parfois ; il arrive, en effet, que les descendants d'un même animal soient différents. Il en est ainsi, par exemple, dans les phénomènes du *dimorphisme sexuel*, relatifs à des divergences d'aspect qui s'établissent entre les mâles et les femelles, un générateur déterminé produisant pourtant des uns et des autres ; tels sont les

*Rhizocéphales* déjà signalés, avec leurs mâles complémentaires et leurs individus hermaphrodites ; telles sont encore les *Bonellies*. Les différences n'attendent pas l'état adulte pour se manifester, mais s'établissent déjà pendant les phases du développement. Ce polymorphisme embryonnaire est surtout accentué chez les êtres si remarquables qui constituent la classe des *Dicyémides* ; le même individu donne naissance, dans le cours de son existence, à deux sortes d'embryons, dissemblables à la fois par leur structure et par leur mode de vie ; d'après leur aspect, les uns sont nommés *embryons vermiformes* et les autres *embryons infusiformes*.

II. EMBRYONS CONSIDÉRÉS DANS LEURS RAPPORTS AVEC LES MILIEUX EXTÉRIEURS. — Cette étude, qui est une des plus intéressantes de la biologie embryologique, et qui prêterait à de nombreuses considérations, comprend deux cas principaux : ou bien les embryons subissent une incubation plus ou moins longue dans l'organisme de leur générateur ; ou bien ils sont rejetés au dehors et obligés, lorsqu'il s'agit de développements dilatés, de vivre dans le milieu extérieur, et de subir son influence comme s'ils étaient adultes.

Un des exemples les plus frappants du premier cas est donné par les Mammifères placentaires ; leurs fœtus vivent dans les voies sexuelles de la mère, où ils sont nourris à l'aide du placenta, et ne les quittent qu'au moment où ils parviennent à l'état parfait ; les modifications qu'ils subissent ensuite sont relativement restreintes, et portent de préférence sur l'accroissement en taille. Les autres animaux pourvus d'un placenta, comme les Salpes et divers Sélaciens, rentrent aussi dans cette catégorie. Il en est de même pour les animaux ovovivipares, tels que les *Vipères* parmi les Reptiles, dont les femelles gardent leurs œufs dans l'oviducte, où ils se développent en embryons ; ceux-ci ne deviennent libres qu'après avoir atteint leur état définitif, et sont ainsi mis au monde tout vivants. Ces exemples sont relatifs à une *incubation complète*, c'est-à-dire exercée durant la série

entière des phases évolutives ; parfois l'*incubation* est *incomplète*, en ce sens qu'elle s'adresse seulement aux premières phases du développement, l'embryon quittant l'organisme maternel alors qu'il est à l'état d'ébauche. Telles sont la plupart des *Actinies* ; leurs ovules sont fécondés dans la cavité stomacale du générateur, et les jeunes y commencent à se façonner ; puis, lorsque leurs feuillets blastodermiques sont à peine bien formés, ces jeunes se déplacent à l'aide des cils vibratiles dont ils sont munis, et gagnent les milieux extérieurs en sortant par la bouche de leur mère. D'ordinaire, les relations de la mère et de ses descendants se bornent à l'incubation, c'est-à-dire à la seule présence des embryons dans l'organisme maternel, et aux rapports nutritifs qui en découlent. Parfois les choses vont plus loin, car les embryons se nourrissent aux dépens des viscères de leur mère, qu'ils détruisent et absorbent ; certains Nématodes du genre *Rhabditis* offrent des exemples de ce fait.

Si le générateur rejette ses œufs hors de son corps, soit avant la fécondation, soit après cet acte, deux nouveaux types se présentent. Lorsque le développement est entièrement condensé, comme chez les Reptiles et chez les Oiseaux, les jeunes restent abrités par leur coque ovulaire, subissent toutes leurs transformations dans la cavité qu'elle limite, sont isolés par là des milieux extérieurs, et ne deviennent libres qu'à l'état parfait. Les circonstances environnantes exercent bien une certaine action sur le développement, surtout pour ce qui touche à la respiration et au degré de calorique nécessaire, mais cette influence est moindre que dans le cas des embryons libres. — Si le développement embryonnaire est dilaté, les larves sont directement plongées dans les milieux ambiants, ne sont en rien protégées contre eux, et doivent se comporter parmi eux tout comme les adultes, mais dans la limite de leur organisme ébauché et de leur plasticité plus grande. Aussi n'est-il point rare de voir des larves pourvues d'appareils divers, servant soit à la locomotion, soit à la protection, qui leur sont propres, qui

manquent à l'adulte correspondant, et qui disparaissent au cours de leurs métamorphoses. Ainsi les larves de divers *Turbellariés dendrocœles* possèdent des lobes ciliés qui jouent le rôle d'organes locomoteurs, et n'existent plus à l'état parfait ; de même les larves de la plupart des Crustacés portent de longues épines qui tombent par la suite ; de même encore les larves des Oursins sont munies de longues expansions à elles particulières, qui s'atrophient durant les dernières phases de l'évolution, et dont l'adulte est dépourvu.

D'une manière générale, les larves vivent dans l'eau ; aussi les animaux aquatiques sont presque les seuls à en présenter, et à offrir des développements dilatés. Parfois même certains animaux terrestres, comme les Grenouilles, par exemple, subissent dans l'eau leurs métamorphoses embryonnaires. Les larves terrestres sont plus rares, et les Insectes sont presque les seuls à en montrer d'une manière régulière. Les autres êtres vivant sur terre subissent d'ordinaire une évolution condensée, qui s'effectue par incubation dans le corps maternel (Mammifères, Scorpions), ou dans des dépendances de ce corps (Cloportes parmi les Crustacés, dont les embryons sont placés dans un espace limité sous le ventre par des expansions de certaines pattes), ou qui se passe à l'abri de coques ovulaires (Reptiles, Oiseaux, Ara-néides, Insectes inférieurs ou Amétabolaires, Mollusques terrestres).

Jusqu'ici les relations des embryons avec les milieux extérieurs sont simples, car elles ne s'adressent jamais qu'à un même milieu pour un embryon déterminé ; elles deviennent plus complexes dans le cas des animaux parasites d'êtres organisés, car la même larve habite deux ou plusieurs milieux dans le courant de son existence. Ce déplacement des embryons est désigné sous le nom de *migration* ; et un certain nombre de Vers, les Trématodes, les Cestodes, les Nématodes, en offrent de fréquents exemples.

### § 3. Principales formes de développements larvaires.

I. GÉNÉRALITÉS. — Les larves sont des embryons libres, qui ont abandonné leurs enveloppes alors qu'ils ne sont point arrivés encore à l'état adulte. Elles parviennent dans les milieux environnants, où elles subissent leurs métamorphoses ; ces dernières sont donc *extérieures* par rapport à l'organisme du générateur, ou à la coque ovulaire. Les évolutions larvaires n'existent que dans le cas où l'ovule renferme une trop minime quantité de substances nutritives ; elles sont, dans leur ensemble, le propre des représentants inférieurs d'un groupe naturel, et, sauf le cas des Insectes et de quelques autres types isolés, appartiennent d'une manière presque exclusive aux animaux aquatiques.

La vie larvaire entraîne à sa suite des désavantages dans la lutte pour l'existence. Ces embryons ébauchés sont laissés dans les milieux extérieurs, et sont obligés de s'y adapter avec des organes souvent imparfaits ; de plus, non seulement ils doivent maintenir l'intégrité de leur économie, mais encore perfectionner sans cesse cette dernière jusqu'au moment où ils atteignent l'état parfait. Ces circonstances sont certainement défavorables ; aussi l'évolution larvaire est-elle hâtée autant que possible, dans la mesure où cette hâte est capable de s'allier avec la lenteur génétique inhérente à ces sortes de développements ; en outre, dans la moyenne, les animaux qui subissent des métamorphoses extérieures produisent plus d'ovules et, par suite, plus de descendants, que ceux dont l'embryogénie est condensée. Ce phénomène s'explique par l'absence presque complète, dans ce dernier cas, de la lutte pour l'existence, omission qui entraîne une moindre déperdition d'embryons ; et aussi par la grosseur des œufs, qui contiennent en abondance du vitellus nutritif, et sont, par suite, produits en moins grande quantité par le générateur.

Il n'en est cependant pas toujours ainsi, et les Insectes mon-

trent un exemple du contraire. La durée de leur vie à l'état de larve est souvent fort longue par rapport à celle de leur existence adulte; certains de ces animaux passent plusieurs mois, parfois même plusieurs années, sous la forme d'embryons libres, et meurent peu de temps après être devenus parfaits. Leur vie, alors qu'ils sont complets, semble n'avoir d'autre but que la reproduction; dès que les mâles ont fécondé les femelles, et dès que ces dernières ont pondu leurs œufs, la mort les atteint. Les Lépidoptères, certains Diptères comme les *Moustiques*, plusieurs Pseudo-névroptères comme les *Éphémères*, sont surtout remarquables à cet égard. Ces larves n'ont donc point d'évolution hâtive; elles sont *retardataires*, contrairement à celles de la plupart des autres animaux, qui sont *accélératrices*.

Les Insectes montrent le type le plus parfait des larves retardataires, caractérisé par la plus longue durée de l'existence embryonnaire, comparée à celle de la vie adulte. Entre ce mode, et celui des larves accélératrices normales, qui représentent les deux extrêmes, existe toute une série d'intermédiaires. Ces états de transition s'appliquent à des existences embryonnaires beaucoup plus courtes comme durée que la vie parfaite, mais présentant pourtant un certain retard lors de plusieurs phases; ces dernières, au lieu de se trouver passagères, persistent pendant un temps plus ou moins long, durant lequel la larve conserve sa forme extérieure. Ces arrêts sont de véritables *stases* de l'évolution larvaire, et s'adressent plutôt à l'aspect général de l'être qui les offre qu'à ses organes internes; ces derniers continuent à se perfectionner et à se transformer, alors que la disposition externe de l'embryon reste stationnaire. Les larves des Crustacés supérieurs, les *Zoe*, les *Alima*, montrent de telles stases, qui ne durent pas très longtemps, mais n'en existent pas moins. Des stases pareilles sont assez fréquentes dans les développements libres des autres animaux, où elles fixent plus ou moins longtemps la forme extérieure, et cessent ensuite pour permettre à l'embryogénie de s'achever.

Ces faits déterminent de nouvelles dissemblances entre les métamorphoses, en ce qui tient à leur manière de s'effectuer. Lorsque les larves sont accélératrices, et ne présentent aucune stase, ou n'offrent que des arrêts minimes, les transformations sont homogènes, et s'effectuent avec régularité ; telles sont celles de l'*Amphioxus* parmi les Vertébrés, des *Dentales* parmi les Mollusques, etc. Mais dans le cas où les larves sont retardataires, et montrent des stases assez longues, les métamorphoses sont brusques. L'aspect extérieur de l'embryon ne varie pas durant un certain temps, alors que les organes internes continuent à se modifier ; lorsque ces changements ont acquis une assez grande complexité, les régions périphériques de la larve se transforment brusquement pour se mettre au niveau des précédentes dans la série évolutive, et ne point rester en retard ; aussi, à en juger seulement d'après ce qui se passe pour ces régions, les métamorphoses paraissent être brusques. Cette hâte n'atteint guère, comme on le voit, que les parties externes de l'économie, et elle se complique souvent par la présence d'une cuticule épaisse formant une sorte de carapace autour de ces parties, ou par celle d'enveloppes embryonnaires protectrices comme les *amnios*, ou par l'excessif développement d'une zone larvaire servant de support à toutes les autres.

Les larves des Arthropodes fournissent un excellent exemple du premier cas. Elles sont entourées par une membrane cuticulaire, fixe et incapable d'accroissement, qu'elles doivent quitter toutes les fois où leurs métamorphoses comportent une augmentation de taille ; cette cuticule se fend, livre passage à l'embryon, qui amplifie quelque peu sa masse, et se forme ensuite une nouvelle enveloppe ; après quoi, le phénomène recommence plus tard. Ces métamorphoses brusques, accompagnées de chute de la zone externe des téguments, sont dites *mues embryonnaires*. Elles s'accompagnent parfois, notamment chez les Insectes, de l'immobilité des larves qui les présentent, et de désagréations par-



tielles des organes, suivies de la reconstitution des appareils à l'aide des éléments dissociés. Cette destruction particulière est connue sous le nom d'*histolyse*.

Les embryons des Vertébrés terrestres sont entourés par une enveloppe, l'*amnios*, qu'ils produisent eux-mêmes ; il ne peut cependant être question dans ce cas de métamorphose larvaire brusque, car l'individu a terminé son évolution au moment où il perce cette membrane pour parvenir au dehors. D'autres animaux sont également pourvus d'un *amnios* ; tels sont les Insectes, et plusieurs Vers comme certaines *Némertines*, ou comme les *Siponcles* parmi les Géphyriens armés. L'*amnios* des Insectes, semblable en cela à celui des Reptiles et des Oiseaux, double en dedans la coque ovulaire, et, s'il n'est pas déjà résorbé avant l'éclosion, se fend en même temps que la première pour livrer passage à l'individu ; sa rupture se confond donc avec celle de la coque, et fait partie du phénomène de la mise en liberté. Il n'en est pas ainsi pour les Némertines et les Siponcles ; l'*amnios* entoure des larves libres, forme autour de chacune d'elles une membrane couverte de cils vibratiles, et sert à la fois à la locomotion et à la protection de l'embryon qu'elle contient. Puis, au cours de l'une des phases évolutives de ce dernier, cette enveloppe se brise avec rapidité, et tombe de manière à mettre à nu le corps de l'individu ; le développement comporte donc, dans ce cas, une métamorphose brusque.

Enfin, plusieurs larves, celles de certaines *Annélides* par exemple, ont leur corps très élargi dans sa région supérieure, qui joue, par rapport à l'autre, un rôle de flotteur ; or, cette dernière, ou inférieure, est précisément celle qui doit donner la majeure partie du corps de l'adulte. Aussi elle se transforme, se perfectionne, alors que la première reste stationnaire et continue à la supporter ; puis, lorsque la seconde est presque parvenue à son état définitif, elle se détache brusquement de la précédente, qui se désorganise ensuite et meurt. La plupart des larves, des *Trochosphères* d'Annélides, dont la partie supérieure est grande par rapport

à l'inférieure (larve *Mitraria*, larve des *Lopadorhynchus*, etc.) montrent de tels phénomènes à des degrés divers d'accentuation, la chute atteignant la totalité ou un fragment de la région qui sert de flotteur.

Les métamorphoses brusques appartiennent, en somme, aux larves retardataires, à celles qui présentent dans leur développement des stases plus ou moins longues. Leur cause doit être recherchée sans doute dans les relations qui s'établissent entre ces embryons et les milieux extérieurs; les larves se plient aux circonstances environnantes, s'adaptent à elles dans la limite où ce fait leur est possible, se modifient extérieurement pour se prêter à ces adaptations, et sont obligées de quitter rapidement leurs appendices lorsque leur développement s'achève. On verra plus loin que les larves retardataires sont aussi celles pourvues d'un organisme rendu complexe par la présence d'appareils adaptatifs, qui disparaissent au cours de l'évolution embryonnaire, et manquent à l'adulte.

II. ORIGINE DES LARVES. — Cet alinéa s'applique à la recherche du moment auquel les métamorphoses extérieures, les phases larvaires, se sont introduites dans le développement embryonnaire des animaux. Dans le cas où plusieurs représentants d'un même groupe naturel, d'un embranchement, par exemple, ou d'une classe, et appartenant à diverses subdivisions de ce groupe, possèdent également des larves, deux faits se présentent : ou bien les animaux qui appartiennent aux subdivisions inférieures, qui sont les plus simples par rapport aux autres, montrent des états larvaires dans leur développement; ou bien ces animaux inférieurs sont privés de tels états, qui n'appartiennent qu'aux représentants les plus élevés du groupe dont tous font partie. Dans le premier cas, les larves sont dites *primaires*, et *secondaires* dans le second; cette distinction est due dans son principe à Balfour.

Les Mollusques offrent un excellent exemple de larves primaires. Les plus simples d'entre eux, les *Dentales*, les

*Chitons*, subissent de longues métamorphoses externes, et quittent leur coque ovulaire au moment où ils viennent à peine d'ébaucher leurs feuillets blastodermiques. Leurs larves offrent un certain nombre de particularités caractéristiques, que l'on retrouve chez celles des Mollusques dont l'organisation est plus complexe, tels que les Lamellibranches et les Gastéropodes. Il faut donc conclure de là que, dès le moment où les phases larvaires se sont présentées avec leur physionomie propre chez les premiers Mollusques apparus sur le globe, dont les Dentaies et les Chitons offrent la persistance en la nature actuelle, elles n'ont cessé d'être conservées dans l'évolution embryonnaire des Mollusques plus élevés qui sont issus de ces ancêtres. Ces phases ont une origine lointaine, et les larves qui les montrent méritent bien en cela le nom de *larves primaires*.

Le contraire a lieu pour les embryons des Insectes. Ceux qui, parmi les représentants de cette classe, ont la structure la plus simple, et sont certainement inférieurs et primitifs par rapport aux autres, les *Thysanoures*, sont privés de métamorphoses extérieures; leurs embryons abandonnent la coque ovulaire après avoir façonné tout leur organisme, et au moment de leur éclosion, ne diffèrent de leur générateur que par leur taille plus petite. Les autres Insectes, plus élevés que les Thysanoures, sont seuls pourvus de larves; et encore, les moins complexes d'entre eux, la plupart des Orthoptères, ne subissent-ils que des métamorphoses restreintes. La conclusion à tirer de cette comparaison est aisée à déduire. Les premiers ancêtres des Insectes, dont les Thysanoures actuels sont des vestiges, étaient privés de phases larvaires. Ces phases se sont introduites dans l'évolution embryonnaire des descendants de ces ancêtres, descendants parvenus à une complexité plus grande; mais leur présence est secondaire, nullement primitive, par opposition à ce qu'il en est pour les Mollusques, et proviennent d'une réalisation plus hâtive de la vie libre. Ce phénomène concorde avec la longue stase embryonnaire qui a été signalée plus haut, et

.

dérive sans doute de la même cause. Le nom de *secondaires* est donc donné à ces larves avec juste raison.

On le voit, et l'exposé précédent le montre avec une justesse suffisante, la notion des larves primaires et celle des larves secondaires découlent de la comparaison des phénomènes évolutifs offerts par les représentants inférieurs d'un groupe naturel avec leurs correspondants des représentants supérieurs; mais elle ne se borne pas à cette comparaison seule. En se basant sur ce fait que les premiers de ces êtres offrent, à l'état de survivance, les dispositions organiques propres aux ancêtres des seconds, on est en droit de croire, dans la limite des observations acquises, que l'évolution embryonnaire de ces ancêtres ressemblait à celle des types inférieurs actuellement vivants. C'est là une hypothèse que nos connaissances sur l'hérédité portent, à croire comme répondant à la réalité des choses. Partant, et c'est la conclusion à laquelle on arrive, les larves primaires existaient au début même de l'apparition sur notre globe des premiers représentants d'un groupe naturel, Mollusques, Annélides, ou autre. Par contre, les larves secondaires manquaient aux premiers représentants des séries animales qui en présentent; ceux-là se développaient directement sans subir de métamorphoses extérieures, et ces dernières se sont manifestées peu à peu, en s'introduisant dans l'évolution embryonnaire de leurs descendants, qui comportait une éclosion de plus en plus rapide.

Cette notion, purement hypothétique il est vrai, mais qui concorde bien avec les faits connus, dépasse ainsi la comparaison des phénomènes du développement, et s'adresse à l'origine même des métamorphoses larvaires. Elle s'applique également à plusieurs états présentés dans certaines embryogénies condensées, dans celle des Mammifères placentaires par exemple. Les ovules de ces animaux n'ont point une structure primitive; ils correspondent à des ovules qui, au lieu de rester volumineux et chargés de vitellus nutritif, sont devenus petits et privés de réserves alimentaires à la suite de

l'établissement de relations placentaires entre la mère et le fœtus. Leur disposition actuelle n'est donc pas la persistance directe de celle des Monotrèmes, qui représentent sans doute, dans la nature actuelle, les ancêtres des Placentaires, mais une modification secondaire de cette structure.

Il convient sans doute de se représenter les larves primaires comme n'ayant jamais cessé d'exister depuis les ancêtres les plus lointains des Métazoaires actuels. En somme, les diverses classes de ces derniers descendent d'un petit nombre d'ancêtres, qui sont comme les têtes de ligne des embranchements ; en outre, plusieurs embranchements dérivent sans doute d'une même souche, et il est permis de considérer tous les Métazoaires comme issus d'un petit nombre d'animaux pluricellulaires fort simples, peut-être d'un seul type de ces animaux. Ces êtres éloignés ressemblaient sans doute aux embryons actuels, dans le moment où ces derniers ne possèdent que leurs feuillets blastodermiques. Comme la présence d'un deutolécithe dans l'œuf, qui entraîne à sa suite un développement condensé, est un perfectionnement, puisqu'elle donne à l'ovule une plus grande quantité de matériaux génétiques, comme l'on voit avec régularité les représentants les plus simples des embranchements actuels être souvent privés d'une telle réserve alimentaire, on est en droit de conclure qu'il en était de même pour leurs ancêtres. A mesure que ces derniers se modifiaient pour devenir plus complexes, et pour produire les divers groupes ou plutôt les commencements de ces groupes, la complexité se portait seulement sur les organes et non sur les cellules ovulaires, qui restaient privées de vitellus nutritif. Les ovules, en se développant, reproduisaient donc, par hérédité, d'abord l'état plus simple de la souche des Métazoaires, ensuite les perfectionnements peu à peu apportés. Et, à en juger d'après ce que nous savons, cette persistance héréditaire, dans l'évolution embryonnaire d'un ovule, des changements subis par la lignée de ses générateurs dans leur évolution généalogique, s'est conservée jusqu'aux représen-

tants les plus simples des groupes naturels que nous trouvons aujourd'hui dans le monde animal.

Il suit de là que l'étude du développement de ces êtres, qui s'effectue au moyen de larves primaires, est d'une haute importance pour se représenter la série des modifications effectuées au cours de l'évolution généalogique ; ces larves donnent probablement, sans beaucoup d'altérations et d'une manière résumée, cette évolution telle qu'elle s'est longuement passée autrefois. Elles n'ont cessé d'exister depuis les premiers ancêtres des Métazoaires, et se sont transmises directement, de générateur à descendant, jusqu'aux types les plus simples des groupes actuels. — Pareille conclusion n'est point applicable aux larves secondaires ; ces dernières sont des formations nouvelles, séparées des larves primitives par toute une série de générations privées de métamorphoses extérieures. La transmission n'est pas directe, contrairement à ce qu'il en est pour les autres ; et, pour fixer les idées par un exemple, les larves des Insectes actuels sont séparées de celles de leurs ancêtres lointains par les embryons des Thysanoures, leurs ancêtres les plus proches, qui subissent un développement condensé. Ces larves secondaires reproduisent sans doute, dans leur ensemble, les dispositions organiques propres à ces ancêtres lointains, mais le fait n'est pas aussi certain que s'il s'agissait de larves primaires. Il est même probable que ces dispositions se sont altérées, se sont modifiées pour se plier à la cause qui a rendu l'éclosion embryonnaire plus précoce, et l'on ne doit par conséquent se servir qu'avec grande réserve des larves secondaires pour arriver à la connaissance de la structure ancestrale.

III. FORMES DES LARVES. — Comme les larves des divers animaux sont des embryons, elles se ressemblent d'autant mieux que leur organisation est plus simple ; les plus jeunes d'entre elles ne possèdent parfois, pour constituer leur corps, que les feuilletés blastodermiques, et présentent par suite la même structure, quel que soit le groupe auquel elles appartiennent.

Ainsi l'*Amphioxus* qui est un Vertébré, et le *Dentale* qui est un Mollusque, passent, dans leur évolution embryonnaire, par une phase blastulaire et une phase gastrulaire ; malgré les différences considérables qui s'établissent entre eux par la suite, la blastule de l'un est identique à celle de l'autre, sauf quelques dissemblances secondaires, et il en est de même pour les gastrules. Les oppositions se manifestent à mesure que le développement suit sa marche, et sont d'autant plus profondes que l'embryogénie est plus avancée ; elles varient suivant les groupes, chacun d'eux possédant un type larvaire déterminé.

Les larves diffèrent donc d'un embranchement à l'autre, et suivant le cas, dans chaque embranchement, d'une classe à ses voisines ; leurs formes sont très diverses, puisqu'elles changent de groupe à groupe. Mais, outre ces différences, qui résultent de la situation dans le règne animal des êtres auxquels ces embryons appartiennent, un certain nombre de phénomènes généraux contribuent pour leur part à modifier les organismes larvaires et à les façonner de plusieurs manières.

Parmi les larves, les unes présentent une structure telle que, tout en étant dépourvues de réserves vitellines, les éléments qui les constituent sont tous employés à produire l'économie de l'adulte ; les autres possèdent, tantôt des substances nutritives qu'elles portent avec elles, tantôt des appareils qui leur sont propres et disparaissent pour ne point passer à l'adulte, tantôt enfin sont douées, malgré leur caractère embryonnaire, de facultés reproductrices et donnent naissance à des descendants. Les premières sont dites *larves simples*, et les secondes *larves complexes*. Celles-ci sont des larves secondaires, ou bien des larves primaires munies d'une certaine quantité de vitellus nutritif. Les autres sont toutes des larves primaires ; tels sont les embryons libres de l'*Amphioxus* parmi les Vertébrés, du *Dentale* parmi les Mollusques, du *Polygordius* parmi les Annélides, etc.

Comme le montrent déjà les considérations précédentes,

les larves complexes sont de plusieurs sortes ; les unes, les *larves nutritives*, contiennent des réserves alimentaires ; les autres, les *larves reproductrices*, sont douées de facultés génératrices ; les dernières enfin, les *larves adaptatives*, possèdent des appareils de relation destinés à faciliter leurs adaptations particulières, et dont elles se débarrassent lorsqu'elles approchent de l'état adulte. Quel que soit celui des trois types auquel elles appartiennent, il est probable que les larves complexes ne reproduisent point avec précision la structure des ancêtres du groupe auquel elles se rattachent, car cette structure est modifiée par la présence d'organes supplémentaires ; et la valeur exacte de ces derniers, sous le rapport de leur apparition généalogique, est souvent difficile à préciser. Pareille conclusion ne s'applique pas aux larves simples, reconnaissables à ce qu'elles ne perdent aucune partie de leur corps dans le cours de leurs métamorphoses, et à ce qu'elles ne renferment aucun amas volumineux de vitellus nutritif.

Les *larves nutritives* effectuent une transition entre les développements dilatés et les embryogénies condensées. Elles quittent leurs membranes ovulaires à une période tardive de leur évolution, et ce phénomène se conçoit aisément puisqu'elles trouvent en elles-mêmes les matériaux alimentaires qui leur sont utiles ; souvent elles contiennent encore, au moment de leur éclosion, une partie de ces derniers. Cette sorte d'embryons libres est assez fréquente ; on en trouve chez les *Nassa* parmi les Mollusques Gastéropodes, chez ceux des Crustacés dont les métamorphoses extérieures sont peu nombreuses, chez un bon nombre de Poissons dont les jeunes éclosent en portant encore avec eux leur vésicule vitelline, etc.

Les *larves reproductrices* sont beaucoup plus rares ; il n'est pas commun en effet de voir des embryons doués de facultés génératrices, car ces dernières sont d'habitude la propriété exclusive des organismes adultes. Les procédés reproducteurs offerts dans ce cas sont toujours asexués ou par-



thénogénétiques, et ne comportent jamais la fécondation ; celle-ci appartient vraiment aux individus parfaits, et à eux seuls, sauf le cas des axolotls. Un tel phénomène n'existe que chez les embryons d'animaux appartenant à des groupes dont les autres représentants sont doués d'un pouvoir génétique asexué, et correspond à l'apparition précoce de ce pouvoir, qui se manifeste avant que le générateur n'ait achevé de se former ; la cause doit en être cherchée sans doute dans la possession par l'embryon de nombreux matériaux nutritifs, car ces larves reproductrices sont des parasites, ou bien sont munies d'une vésicule vitelline. Les seuls exemples de cet état de choses sont donnés par les Siphonophores (*Physophora*, *Agalma*), qui bourgeonnent avant d'achever leur développement ; par les Trématodes endoparasites, dont les larves, les *Sporocystes* ou les *Rédies*, engendrent de nouvelles générations d'embryons ; par certains Insectes, les *Miastor* et les *Chironomus*, dont les ovaires fournissent des œufs capables de se développer sans fécondation, alors que les générateurs ne sont point encore convertis en adultes ; enfin, par plusieurs Tuniciers appartenant aux genres *Botryllus*, *Pyrosoma*, qui se reproduisent par gemmiparité alors qu'ils sont encore inachevés.

Les *larves adaptatives* sont les plus nombreuses de toutes ; il faut comprendre sous ce nom celles qui possèdent des appareils à elles propres, et ne persistant pas pour faire partie du corps de l'adulte. La plupart des larves sont adaptatives, car toutes possèdent, en plus ou moins grand nombre, des dispositions qui leur sont particulières, qui servent à assurer d'une manière plus parfaite leurs relations avec les milieux extérieurs, et qui disparaissent dans le cours de l'évolution ; telles sont sans doute les couronnes de cils vibratiles des larves d'Annélides et d'Echinodermes. Mais parfois ces dispositions sont telles, présentent une importance si grande, qu'elles donnent aux larves une physionomie spéciale. Il en est ainsi, par exemple, pour les lobes ciliés qui servent d'appendices locomoteurs aux larves de plusieurs Turbellariés

dendrocœles, pour l'amnios du *Pilidium* des Némertes et pour celui des *Siponcles*, pour les bras du *Pluteus* des Échinides et des Ophiurides, pour les épines et les aiguillons des larves de Crustacés, pour les poils et les couleurs des chenilles des Insectes. Toutes ces annexes sont propres aux larves ; elles sont perdues par atrophie ou par chute durant l'évolution, et l'adulte n'en montre aucun vestige. Ces caractères additionnels sont forcément secondaires ; ils manquent aux embryons libres des représentants inférieurs des groupes précités, ou bien sont chez eux moins prononcés.

Il est souvent difficile de décider si un appareil larvaire, qui est frappé de régression par la suite, est adaptatif, ou bien s'il représente d'une façon temporaire une disposition ancestrale. La solution d'un tel problème n'est guère donnée que par la comparaison mutuelle des évolutions embryonnaires propres à tous les représentants du groupe mis en cause, aidée par celle des organismes adultes correspondants. C'est ainsi qu'il est permis d'admettre comme certain que la queue des larves de Tuniciers caducichordes est un appareil ancestral, nullement secondaire et adaptatif, bien qu'elle se détruise, puisqu'elle existe d'une manière permanente chez certains autres Tuniciers, les *Appendiculaires*. Dans la plupart des cas, la comparaison, lorsqu'elle est possible, est le seul guide sûr pour établir si une disposition est primitive ou si elle est due à une adaptation particulière.

LARVES considérées	sous le rapport	{	accélératrices.
	de la <i>durée du développement</i>		retardataires (à <i>stases</i> ).
	sous le rapport	{	primaires.
	de l' <i>origine</i> et de la <i>répartition</i>		secondaires.
			simples.
	sous le rapport	{	nutritives.
	de la <i>structure</i>		adaptatives.
			reproductrices.

#### § 4. Principales formes de développements fœtaux.

I. GÉNÉRALITÉS. — Les *développements fœtaux*, encore nommés *directs*, *condensés* ou *abrégés*, sont caractérisés par ce fait que les embryons passent à l'abri des circonstances externes la plupart des phases de leur évolution, sinon toutes, et deviennent libres au moment où ils ont achevé leur organisme. Ils restent enfermés dans leurs membranes ovulaires, ou dans le corps de leur générateur, et ne le quittent que d'une manière tardive. Ils subissent des changements d'aspect et de structure, puisqu'ils ébauchent et façonnent leurs appareils et leurs appendices ; mais, contrairement à ce qu'il en est pour les larves, ces métamorphoses sont internes et nullement appréciables à l'extérieur. Ces sortes de développements sont liés à la présence dans l'ovule de nombreux matériaux nutritifs ; les embryons, trouvant en eux-mêmes les aliments nécessaires, les utilisent pour se nourrir, et n'ont aucun besoin d'aller en chercher d'autres dans les milieux environnants.

L'embryogénie directe comporte des avantages sérieux pour la conservation de l'embryon ; celui-ci, restant abrité jusqu'à son achèvement dans des membranes qui l'enveloppent et le protègent, se soustrait ainsi à la plupart des influences défavorables du dehors ; ce développement est un progrès sur l'évolution dilatée, un perfectionnement de cette dernière. Aussi est-il d'ordinaire le privilège des types supérieurs d'un embranchement naturel, ou tout au moins des formes les plus récentes, des Céphalopodes parmi les Mollusques, des Amniotes et de certains Poissons parmi les Vertébrés, des Salpes parmi les Tuniciers, etc. Sa présence n'est pas seulement connexe au fait de la supériorité organique, et causée par lui sans doute, elle est liée également à la vie terrestre ; la plupart des animaux qui vivent sur terre possèdent une embryogénie condensée, alors que leurs alliés aquatiques du même groupe subissent une évo-

lution plus ou moins dilatée. Cette relation souffre bien quelques exceptions, mais elle est vraie dans l'ensemble; il suffit d'opposer les Hirudinées, qui habitent les mares ou la terre humide, aux Annélides polychètes, les Gastéropodes pulmonés aux Gastéropodes marins, la plupart des Arthropodes terrestres aux Arthropodes vivant dans l'eau, pour se rendre compte de sa réalité. Les nécessités de la respiration représentent sans doute l'une des causes de cette liaison; les larves ne possèdent point ordinairement des organes respiratoires; l'osmose gazeuse est encore possible pour elles, à travers la peau, lors d'une vie aquatique, mais le serait moins dans le cas d'un habitat terrestre. Si, au lieu de rester immobiles dans leurs membranes, les embryons des animaux qui puisent directement leur oxygène dans l'air se mouvaient et se déplaçaient, leurs besoins respiratoires seraient accrus dans de fortes proportions à cause du jeu de leurs muscles; il leur est plus avantageux à cet égard de ne point agir ainsi; et, sans doute, les modifications qui rendent le développement de plus en plus abrégé, et qui se bornent du reste à une accumulation toujours plus grande de réserves nutritives, se sont effectuées en concordance avec l'adaptation à une vie terrestre.

II. PRINCIPAUX TYPES DE DÉVELOPPEMENTS FOËTAUX. — Ces développements prêtent à une moins grande diversité que les évolutions larvaires, et cela se conçoit; les larves, étant lancées dans les milieux extérieurs, s'adaptent à ces derniers, se plient aux circonstances qui les environnent, et se modifient en conséquence; d'où plusieurs formes particulières. Pareille chose n'existe point chez les foetus; enfermés dans leurs membranes, soustraits aux influences du dehors, présentant tous ce caractère commun de puiser leur nourriture en eux-mêmes, ils sont forcément semblables chez tous les animaux, et n'ont guère entre eux d'autres différences que celles déterminées par l'état de la structure définitive à laquelle ils doivent parvenir..

Il est cependant possible de distinguer, parmi tous les animaux, deux types de cette évolution. Dans l'une, les embryons renferment, dans leur propre corps, sous la forme d'une vésicule vitelline, leurs matériaux alimentaires, qu'ils consomment peu à peu; dans l'autre, ils sont privés d'une telle réserve et se trouvent directement nourris par leur générateur, dans l'intérieur duquel ils sont placés. Les premiers sont des *embryons à vésicule vitelline*, les seconds des *embryons à placenta*; le placenta est l'organe qui sert à établir entre la mère et le fœtus les relations nutritives nécessaires à ce dernier. Le deuxième type de ces développements est secondaire par rapport à l'autre; il dérive en effet du premier par la réduction du vitellus, opérée d'une manière parallèle à l'extension de plus en plus grande du placenta. Ainsi, parmi les Mammifères, qui sont des types d'animaux placentaires, les plus inférieurs d'entre eux, les Monotrèmes, sont privés de placenta et possèdent une volumineuse vésicule vitelline; les Marsupiaux commencent à présenter une ébauche de cet organe, et le vitellus se trouve par suite fort restreint; enfin les Placentaires, chez lesquels cet appareil nutritif prend naissance dès les premières phases évolutives, ne contiennent dans leurs ovules aucune trace de deutolécithe.

Deux phénomènes se présentent parmi les embryons à vésicule vitelline; tantôt les œufs sont rejetés hors de l'organisme du générateur, et leur développement est alors extérieur à ce dernier; tantôt ils sont conservés dans le corps maternel, où s'effectuent tout ou partie des phases de leur développement. Le premier fait est l'*oviparité* déjà connue et décrite, le second l'*ovoviviparité*; celui-ci est secondaire par rapport à l'autre, dérive de lui par la durée plus longue des relations établies entre le générateur et son descendant, et provient d'adaptations particulières; aussi n'est-il pas rare de le rencontrer parmi certaines familles d'un ordre, ou certains genres d'une famille, alors que les animaux voisins ne le montrent pas. Il en est ainsi, par exemple, pour

les *Vipères* parmi les Ophidiens, pour les *Sarcophaga* et les *Pupipares* parmi les Insectes diptères, pour les *Staphylinidés* parmi les Insectes coléoptères, pour les *Scorpionidés* parmi les Arachnides, etc.

L'ovoviviparité entraîne parfois des conséquences qui se rattachent aux développements placentaires, et effectuent une transition vers eux. L'embryon étant contenu, avec sa vésicule vitelline, dans les conduits sexuels de sa mère, se trouve en contact direct avec leurs parois ; des échanges osmotiques s'établissent entre lui et ces dernières, et parfois ces relations sont assez grandes pour lui permettre de s'alimenter lorsque sa réserve nutritive est presque achevée. Une ébauche de placenta prend ainsi naissance, car les régions fœtales mises en rapport avec les organes maternels acquièrent souvent un aspect concordant avec leur fonction nutritive particulière. Tels sont les *Carcharias*, divers *Mustelus*, parmi les Sélaciens ; la vésicule vitelline est d'autant plus petite chez ces animaux, que les relations alimentaires entre la mère et le fœtus sont plus actives. Ce phénomène permet de considérer la placentation des Mammifères, avec les modifications qui en découlent, comme due à une ovoviviparité ancienne, qui a déterminé l'établissement de rapports nutritifs entre la mère et le fœtus.

Dans certains cas fort rares, ces relations ne se manifestent point d'après le mode placentaire ; les embryons éclosent dans le corps de leur mère et se nourrissent de ses organes, qu'ils rongent et dévorent. Il en est ainsi pour certains *Rhabditis* parmi les Nématodes, et pour les larves de *Miasator* parmi les Insectes diptères.

Les embryons à placenta dérivent donc de ceux à vésicule vitelline par la réduction de cette dernière, et par l'apparition d'un organe destiné aux échanges alimentaires. Quant aux embryons pourvus d'une vésicule deutolécithique, ils ne diffèrent entre eux, abstraction faite des dissemblances voulues par la structure du groupe auquel ils appartiennent, que par la situation de cet amas vitellin ; Ph. van Beneden

s'était même servi autrefois de ces particularités pour établir les principales divisions du monde animal. Il nommait *Hypovitelliens* les Vertébrés qui, dans le cas des développements condensés, ont leur vésicule appendue à la face ventrale de leur corps; les Arthropodes, dont les œufs centrolécithiques donnent des embryons qui contiennent d'abord leur vésicule nutritive dans leur région centrale, puis la reportent vers leur face dorsale, étaient des *Épivitelliens*; enfin les autres animaux, dont la vésicule vitelline est disposée d'une autre manière lorsqu'elle existe, étaient, quelle que soit sa disposition, des *Allovitelliens*. Cette classification, basée sur un caractère des plus secondaires, et possédée seulement par quelques embryons de chaque groupe, n'est plus acceptable aujourd'hui; elle suffit cependant pour montrer les diverses situations affectées dans l'organisme par les réserves alimentaires; l'expression nullement précise d'*Allovitelliens* doit être supprimée. Parmi les animaux autres que les Vertébrés ou les Arthropodes, et pourvus comme eux d'une vésicule vitelline, les uns (Hirudinées) la portent dans la zone dorsale de leur corps tout comme les Arthropodes, les autres (Mollusques céphalopodes) dans leur région buccale; plusieurs enfin (Siphonophores du genre *Crystalloïdes*) constituent avec elle le corps presque entier de leurs embryons.

## § 5. Alternances de générations.

I. GÉNÉRALITÉS. — On désigne par l'expression *alternance de générations*, ou par celle d'*hétérogénèse*, en les prenant dans le sens le plus étendu, *toute succession de générations d'origines différentes*. Ainsi certaines Annélides, appartenant au genre *Naïs* et à plusieurs autres, se reproduisent par le moyen d'œufs fécondés et par des procédés fissipares; un individu quelconque donne naissance, durant une période de son existence, à des œufs qui se développent en descendants semblables à lui, et se divise d'autre part, à un autre

moment de sa vie, en fragments qui se complètent et deviennent autant de nouveaux êtres encore identiques à lui. Les représentants des espèces de ce genre ont donc plusieurs origines, car les uns sont issus de la fécondation et les autres de la fission. Aussi, en partant d'un générateur quelconque émettant des œufs, les descendants sortis de ces œufs produisent par fission d'autres descendants, qui tantôt se segmentent, tantôt se fécondent ; des générations d'origines diverses se succèdent donc dans le temps, alternent les unes avec les autres, d'où le nom donné à ce phénomène. Tantôt cette alternance est régulière, en ce sens que le nombre de chaque série des générations de provenances distinctes est limité et précis ; tantôt, et le plus souvent, elle est irrégulière, le chiffre de ces générations étant sujet à varier plus ou moins.

L'alternance de générations est assez fréquente chez les Protozoaires ; elle existe, dans tous les cas, chez les individus capables de se reproduire successivement par la sporulation et par l'un des deux autres modes propres à ces animaux, la gemmiparité et la fission. Elle est relativement plus rare chez les Métazoaires ; n'est guère offerte que par ceux dont l'organisation est assez simple, et même ne se trouve que chez plusieurs des représentants de ces groupes inférieurs, non chez tous ; sa répartition ne concorde pas d'ordinaire avec les affinités zoologiques, car parfois, et les *Madrépores* en donnent quelques exemples, divers genres d'une famille la possèdent, et non les autres. Cette alternance ne semble s'établir en somme qu'à la faveur d'adaptations particulières, et grâce à une simplicité organique bien accusée ; les Tuniciers sont remarquables à cet égard, car leurs représentants les plus élevés, les *Phallusies*, les *Molgules*, sont privés d'elles, alors que les types inférieurs, qui composent le groupe des *Ascidies composées* et celui des *Thaliacées*, le montrent d'une manière constante, et parfois avec des procédés fort complexes.

L'alternance de générations est, chez les Métazoaires, liée



à la génération asexuelle et à la parthénogénèse ; tous les animaux qui présentent le premier ou le second de ces procédés génétiques montrent également l'alternance, car la fécondation ne fait jamais défaut. La fécondation est la base de la reproduction des Métazoaires ; les modes asexués, la parthénogénèse, existent bien parfois, et se maintiennent de générateur à descendant durant une suite plus ou moins longue de générations ; mais la puissance génétique diminue à mesure qu'elle s'exerce par ces moyens seuls, et, afin de revenir à son état normal, de reprendre une nouvelle force, il faut de toute nécessité que les individus des dernières générations se fécondent.

La fécondation, par le *rajeunissement* qui l'accompagne et qui est sa seule raison d'être, donne à l'œuf toute la capacité nécessaire pour ébaucher et façonner un nouvel organisme complet, et même pour permettre à cet organisme d'en engendrer d'autres sans fécondation préalable, et cela pendant une série assez restreinte de générations ; après quoi, le pouvoir génétique ayant perdu de son intensité à mesure qu'il exerçait son influence, la fécondation intervient de nouveau.

Ainsi, pour ce qui est des Métazoaires, la nécessité inéluctable de la fécondation est la seule cause de l'alternance des générations. Du moment où certains générateurs peuvent produire des descendants sans la fusion d'un élément mâle avec un élément femelle, il faut que l'alternance se manifeste, c'est-à-dire que la fécondation se présente de temps en temps pour rajeunir et fortifier la puissance génétique. Dans tous les cas de reproduction asexuelle et de parthénogénèse, la fécondation ne borne pas son influence à donner à l'être qui provient d'elle la puissance de former son organisme ; elle lui transmet également le pouvoir de séparer de son corps des parcelles capables de façonner aussi d'autres organismes ; seulement ce pouvoir est limité, ne s'exerce pas indéfiniment, se perd peu à peu, et ne se retrempe que dans une nouvelle fécondation. Celle-ci est donc vraiment,

comme il est dit plus haut, la base essentielle de la reproduction des Métazoaires.

La présence de la reproduction asexuée, ou parthénogénétique, et de l'alternance par suite, est liée, semble-t-il, à des adaptations particulières, et n'est nullement primitive. Il est à remarquer, en effet, que les représentants les plus simples de chaque groupe naturel sont toujours privés de ces procédés, et engendrent leurs descendants par la fécondation seule ; tels sont les *Hydra* parmi les Hydrozoaires, les *Monoxenia* parmi les Alcyonaires, la plupart des *Turbellariés* parmi les Plathelminthes, les *Rotifères* parmi les Trochozoaires, les *Thysanoures* parmi les Insectes, les *Appendiculaires* parmi les Tuniciers. Tout en reconnaissant que les générations asexuelles appartiennent en propre à des types inférieurs, il faut convenir en sus que les moins élevés d'entre eux n'en présentent point, et qu'il s'agit en cela de propriétés acquises d'une manière secondaire au cours de l'évolution généalogique. La cause de son apparition doit être cherchée, sans doute, dans l'adaptation aux circonstances externes, qui rendent plus favorable à la conservation de l'espèce la reproduction agame que la fécondation ; la première s'est manifestée dans la limite où elle est capable de s'exercer sans qu'intervienne la nécessité de la fécondation, et a pris une place de plus en plus grande au fur et à mesure de l'évolution généalogique. A son début, son influence est restreinte encore, et ne s'exerce que pour une seule génération ; elle devient plus régulière ensuite, dure plus longtemps, et finit par acquérir dans certains cas une importance considérable.

La propriété de produire des descendants sans fécondation appartient tantôt à des individus adultes, tantôt à des organismes encore imparfaits et à l'état d'embryons. Ce dernier phénomène se conçoit, car la fécondation est le seul mode génétique propre aux adultes ; la reproduction asexuée étant liée aux adaptations particulières, et surtout à la présence d'une alimentation abondante, peut donc se manifester chez

des êtres encore incomplets. L'alternance de générations diffère donc suivant le cas, car tantôt les représentants des générations successives sont tous adultes, et tantôt il en est ainsi pour quelques-uns seulement, les autres étant des embryons. D'autre part, cette alternance se manifeste de diverses manières suivant le procédé générateur employé, et ces procédés sont au nombre de quatre : la parthénogénèse, la fissiparité, la gemmiparité et la gemmulation. Enfin, et le plus souvent, les individus d'origine différente se distinguent non seulement par leur provenance, mais encore par la forme et la structure de leur corps ; l'hétérogénèse se double de polymorphisme. Ce phénomène prête donc à des conséquences nombreuses, parfois très complexes, qu'il est nécessaire d'étudier de près.

L'hétérogénèse comprend deux modes principaux : l'*hétérogonie* ou *hétérogamie*, et la *métagénèse*. L'*hétérogonie* est la *succession de générations fécondantes et de générations parthénogénétiques* ; elle représente donc un procédé assez simple, puisqu'elle porte seulement sur l'absence d'individus mâles durant un certain temps. La *métagénèse* est la *succession de générations fécondantes et de générations asexuées*. Chacun de ces types prête à des subdivisions secondaires, suivant que les générateurs privés de la fécondation sont adultes ou embryonnaires, suivant qu'ils ressemblent aux générateurs fécondants ou qu'ils diffèrent d'eux, suivant enfin, dans le dernier mode, que la reproduction asexuelle s'exerce par fissiparité, par gemmiparité ou par gemmulation.

II. HÉTÉROGONIE. — On désigne par ce nom, comme il est dit plus haut, la *succession alternante de générations fécondantes et de générations parthénogénétiques*. L'hétérogonie présente plusieurs variétés secondaires, susceptibles parfois de se combiner, suivant que les représentants des deux sortes de générations se ressemblent ou diffèrent par leur structure, et suivant que les générateurs parthénogénétiques sont des

adultes ou des embryons. Cette diversité conduit à reconnaître quatre cas d'hétérogonies : l'*hétérogonie holomorphe*, l'*hétérogonie hétéromorphe*, l'*hétérogonie adulte* et l'*hétérogonie embryonnaire*. Les deux premiers cas sont parfois susceptibles de se combiner avec les deux seconds.

L'*hétérogonie holomorphe* est celle dans laquelle les générateurs des deux sortes, les parthénogénétiques comme les fécondants, se ressemblent par leur structure. Tels sont la plupart des animaux qui se reproduisent par le moyen d'*œufs d'été* et d'*œufs d'hiver*, comme les Rotifères et certains Crustacés inférieurs. Les femelles existent seules durant la belle saison, et les œufs qu'elles pondent se développent sans avoir besoin d'être fécondés ; ces femelles sont donc parthénogénétiques. Vers l'automne, les mâles apparaissent aux dépens des derniers œufs produits par parthénogénèse ; ces mâles fécondent les femelles, qui pondent alors des œufs d'hiver. Il existe donc, dans ce cas, une alternance de générations parthénogénétiques et de générations fécondantes, une hétérogonie réelle ; cependant, les femelles sont toujours semblables à elles-mêmes, et ne diffèrent en rien dans leur organisation, qu'elles soient aptes à la fécondation ou non ; la seule cause de l'alternance est l'absence d'individus mâles pendant un certain temps.

L'*hétérogonie hétéromorphe* est caractérisée par le fait que les individus parthénogénétiques ne ressemblent pas aux individus fécondants. Tels sont divers Insectes appartenant à la série des *Hyménoptères térébrants* ; ces animaux se reproduisent de telle sorte qu'une génération fécondante succède à une génération parthénogénétique, est suivie à son tour d'une nouvelle génération fécondante, et toujours ainsi avec une certaine régularité. Or, les représentants de l'une des générations sont tellement différents de ceux de l'autre, qu'on les avait pendant longtemps placés dans des genres distincts. Ainsi, le *Neuroterus fumipennis* Hartig est le correspondant parthénogénétique du *Spathegaster tricolor* Hartig, le *Biorhiza aptera* Westwood celui du *Teras termi-*

*nalis* Hartig, etc. Des phénomènes semblables sont offerts par plusieurs Insectes hémiptères du groupe des *Phytophthyes*, dont les femelles parthénogénétiques sont privées d'ailes et vivent en parasites sur des végétaux, alors que les individus fécondants sont souvent munis d'organes locomoteurs. De même, tous les cas d'hétérogonie embryonnaire rentrent dans ceux de l'hétérogonie hétéromorphe, car les générations parthénogénétiques, ne parvenant point à l'état parfait, sont toujours différentes de celles qui se composent d'individus adultes.

Dans l'hétérogonie adulte, les générateurs parthénogénétiques sont adultes tout comme ceux doués du pouvoir fécondateur ; tels sont les *Hyménoptères* signalés plus haut, et de même les *Phytophthyes*, malgré l'imperfection des individus privés d'ailes. Par contre, l'hétérogonie embryonnaire comprend les types dont les générateurs parthénogénétiques produisent leurs œufs avant de parvenir à l'état adulte ; ces générateurs sont donc des embryons. Cette sorte d'hétérogonie s'applique aux cas de *pédogénèse*, c'est-à-dire de genèse, par les larves, d'œufs susceptibles de se développer sans fécondation, comme il en est pour plusieurs Insectes diptères appartenant aux genres *Miastor* et *Chironomus*. Les larves de ces animaux possèdent hâtivement des ovaires bien formés qui engendrent des ovules ; ceux-ci, alors que leur organisme maternel est encore à l'état d'embryon, se développent sur place en nouvelles larves. L'alternance de générations qui se manifeste ainsi est caractérisée par la succession de générateurs adultes et fécondants à d'autres générateurs larvaires et parthénogénétiques ; elle mérite donc bien le nom d'hétérogonie embryonnaire.

III. MÉTAGÉNÈSE. — *La métagénèse est ce type d'alternance dans lequel se succèdent des générations asexuelles et des générations fécondantes.* Comme la génération asexuelle s'effectue suivant trois procédés, la fissiparité, la gemmiparité et la gemmulation ; comme chacun de ces trois modes

implique des cas de métagénèse, il s'ensuit qu'il est nécessaire de connaître trois de ces cas : la *métagénèse fissipare*, la *métagénèse gemmipare* et la *métagénèse gemmulaire*. Chacun d'eux comporte, tout comme l'hétérogonie, quatre variétés, *holomorphe*, *hétéromorphe*, *adulte*, *embryonnaire* ; chacune des deux premières se combine parfois avec l'une des deux secondes pour donner des phénomènes très complexes.

*Métagénèse fissipare*. — Ce nom est donné à l'alternance dans laquelle *des générations fissipares succèdent à des générations fécondantes*. Elle est *holomorphe* lorsque les générateurs des deux sortes se ressemblent ; tels sont les Annélides oligochaètes du genre *Naïs*, dont les individus issus de la fissiparité ressemblent en tout à ceux qui proviennent d'un œuf fécondé. Elle est *hétéromorphe* si les générateurs fécondants diffèrent des générateurs fissipares ; d'autres Annelides, comme les *Autolytus*, montrent un exemple de ce nouveau phénomène. Les individus produits par fissiparité diffèrent tellement de ceux qui proviennent des œufs fécondés qu'on les avait placés dans des genres différents ; et même les mâles sont assez dissemblables des femelles pour qu'on les ait répartis dans des genres distincts. Ainsi un *Autolytus prolifer* engendre par fissiparité des individus fécondants, dont les mâles avaient été nommés des *Polybostrichus Mülleri* et les femelles des *Sacconereis helgolandica* ; les premiers fécondent les secondes ; des œufs de ces dernières sortent des *Autolytus*, qui recommencent le cycle, et ainsi de suite.

La *métagénèse fissipare* est *adulte* dans le cas où les générateurs fissipares sont parvenus à l'état parfait, tout comme les autres ; les exemples donnés ci-dessus pour les deux premières variétés s'appliquent également à cette troisième. Elle est *embryonnaire* lorsque les générateurs fissipares sont des embryons, les individus sexués étant seuls capables d'arriver à l'état adulte. Tels sont certains représentants de la classe des Acalèphes, parmi les Coelentérés

scyphozoaires, comme les *Aurélia* par exemple. L'ovule fécondé engendre un embryon d'une forme particulière, nommé *Scyphistome* ; celui-ci se divise par fission en un certain nombre de segments, qui se séparent les uns des autres, et deviennent autant d'individus adultes et sexués ; ce phénomène est désigné sous le nom de *strobilisation*. Cet ensemble de faits correspond à une alternance de générations par métagénèse fissionnaire, puisqu'un générateur fécondant engendre un individu, le Scyphistome, qui produit à son tour de nouveaux générateurs fécondants, après quoi le cycle recommence ; seulement le générateur fissionnaire ne parvient pas à l'état parfait, et reste un embryon. La métagénèse acquiert par là un caractère particulier, qu'exprime le terme *métagénèse fissionnaire et embryonnaire*.

*Métagénèse gemmipare.* — Cette expression s'applique à l'alternance de générations fécondantes et de générations gemmipares. On la dit *holomorphe* ; lorsque les deux sortes de générateurs présentent la même structure ; telles sont les *Hydres* de nos eaux douces, qui appartiennent à l'embranchement des Cœlentérés hydrozoaires. Ces animaux se reproduisent par le moyen d'œufs fécondés et par celui de bourgeons qui se développent en nouveaux êtres ; malgré la diversité de leur origine première, ces deux types d'animaux ne diffèrent en rien, et se ressemblent complètement. Étant donnée une Hydre, celle-ci engendre, pendant une période de son existence, et sur la paroi de son corps, des bourgeons qui grandissent, et se convertissent en individus parfaits ; puis, dans un autre moment de sa vie, elle donne naissance à des ovules, aptes à la fécondation, et qui, après s'être unis à des spermatozoïdes venus d'une autre Hydre, évoluent de même en individus semblables au générateur primordial. Les générations gemmipares alternent donc avec les fécondantes, tout en présentant la même organisation ; le qualificatif *holomorphe* exprime bien la réalité des choses.

La métagénèse gemmipare est *hétéromorphe* dans le cas

où les générations gemmipares diffèrent par leur aspect des générations fécondantes ; d'autres Coelentérés hydrozoaires, les *Campanulariens*, par exemple, offrent de nombreux exemples de cette variété. Les générateurs gemmipares sont des *Polypes*, c'est-à-dire des individus fixés au fond de l'eau, sur des corps étrangers, par une extrémité, et incapables par suite de se mouvoir ; les générateurs fécondants sont des *Méduses*, êtres en forme de cloche renversée, qui nagent librement et se déplacent. Les Polypes ne possèdent point d'éléments sexuels ; toute leur activité génératrice se borne à produire des bourgeons, qui se développent en nouveaux individus. Parmi ces derniers, les uns sont encore des Polypes, les autres se transforment en Méduses, acquièrent des ovules ou des spermatozoïdes qui manquent aux précédents, et se laissent transporter au loin par les courants marins. Les ovules que renferment ces Méduses engendrent, après leur fécondation, des Polypes ; ceux-ci donnent à leur tour et par gemmiparité de nouvelles Méduses, qui produisent d'autres Polypes, et toujours ainsi tour à tour. L'alternance de générations est ici fort nette, seulement les générateurs gemmipares sont loin d'offrir une structure semblable à celle des autres ; cette métagénèse est donc *hétéromorphe*.

La métagénèse gemmipare et *adulte* est celle dans laquelle tous les générateurs parviennent à l'état parfait ; les cas précédents montrent des exemples de cette nouvelle sorte, en sus de ceux qui caractérisent leur variété particulière. Par contre, la métagénèse gemmipare est *embryonnaire* si les générateurs bourgeonnants sont des embryons qui n'atteignent point la phase adulte. Il en est ainsi pour certains Hydrozoaires, appartenant à la classe des Siphonophores et aux genres *Agalma* ou *Crystalloïdes*. Les œufs de ces animaux contiennent une abondante réserve nutritive ; aussi l'embryon, trouvant en lui-même une alimentation substantielle, engendre précocement, avant de terminer son évolution, des bourgeons qui deviennent des individus complets. Plusieurs Tuniciers, les *Botrylles* notamment, montrent



des exemples analogues. L'œuf fécondé donne une larve qui, sans aller bien loin dans son développement, émet un bourgeon ; après quoi elle meurt. Ce bourgeon engendre à son tour deux autres bourgeons, puis disparaît également ; ces deux derniers agissent de même, et périssent ensuite ; ce phénomène s'exerce encore une fois de plus. Huit descendants sont alors en présence, leurs ascendants étant morts après leur avoir donné naissance ; ceux-là achèvent seuls leur évolution, et parviennent à l'état adulte. L'alternance des générations est ici des plus remarquables ; un individu sexué produit, après fécondation préalable, une larve qui meurt avant de compléter son organisme, mais forme auparavant, et par gemmiparité, un nouvel être ; celui-ci se comporte comme la larve primitive, et ainsi de suite, pendant quatre générations successives. Les générateurs bourgeonnants sont des embryons, des organismes encore incomplets ; leur alternance avec les générateurs sexués mérite donc d'être désignée par l'épithète d'*embryonnaire*.

*Métagénèse gemmulaire.* — Il convient de désigner sous ce nom toute alternance de générateurs fécondants et de générateurs gemmulaires. La reproduction asexuelle par gemmulation est rare chez les animaux ; on ne la rencontre que chez certains Spongiaires, divers Bryozoaires, et la plupart des Trématodes endoparasites. La métagénèse qui découle de sa présence comprend seulement deux variétés : une *métagénèse gemmulaire holomorphe et adulte*, et une *métagénèse gemmulaire hétéromorphe et embryonnaire*.

La première appartient aux Spongiaires et aux Bryozoaires. Certains des représentants du premier groupe, et notamment les *Spongilles* de nos eaux douces, produisent dans l'intérieur de leurs tissus plusieurs amas cellulaires compacts et sphériques ; ces corps sont des gemmules. Lorsque ces dernières sont mises en liberté, et dans le cas de circonstances favorables, elles se développent en êtres complets. D'autre part, ces animaux possèdent des ovules et des sper-

matozoïdes ; une Spongille est donc capable d'émettre, en sus de ses éléments fécondateurs, des gemmules qui se transforment en Spongilles nouvelles et munies de produits sexuels ; il existe donc une alternance de générations. Seulement, tous les êtres ainsi engendrés sont adultes, et semblables les uns aux autres. — Plusieurs Bryozoaires d'eau douce, tels que les *Plumatelles* et les *Cristatelles*, donnent également naissance à des gemmules, nommées *statoblastes* dans ce cas particulier. Ces corps sont des amas cellulaires, qui apparaissent vers la fin de la belle saison dans l'organisme de leur générateur, se séparent de lui, passent l'hiver en état de vie latente, et se développent au printemps en nouveaux Bryozoaires. Ces animaux ont donc deux origines qui se succèdent en alternances, la reproduction asexuelle s'effectuant au moyen de gemmules, et la reproduction sexuée ; d'autre part, malgré les diversités de leurs provenances, ils sont semblables les uns aux autres, et tous deviennent adultes. Cette métagénèse gemmulaire est donc holomorphe et adulte.

Les Trématodes endoparasites offrent fréquemment des exemples de *métagénèse gemmulaire hétéromorphe et embryonnaire*. Les œufs fécondés engendrent des embryons qui vivent dans l'eau ; ceux-ci ont la forme de sacs dont la paroi est constituée par une seule assise cellulaire, et dont la cavité contient de nombreux éléments groupés en petits amas. Ces larves sont dites des *Rédies* lorsqu'elles possèdent une ébauche de tube digestif, et des *Sporocystes* dans le cas contraire, lorsqu'elles se bornent à montrer la structure fort simple qui vient d'être signalée. Chacun des amas d'éléments internes est une petite gemmule qui se développe dans la cavité même de la larve, et sans que celle-ci pousse plus loin son évolution ; les gemmules se transforment en nouveaux embryons, qui percent la paroi de leur générateur et deviennent libres. Ces derniers ont parfois l'aspect des *Sporocystes*, ou des *Rédies* maternelles, et parfois celui de *Cercaires*, c'est-à-dire de petites larves munies d'une queue

leur servant pour nager ; dans le premier cas, les Sporocystes de seconde génération produisent par le même procédé d'autres gemmules, qui deviennent à leur tour des Cercaires. L'état de Cercaire est donc le but final de cette gemmulation, qui augmente de beaucoup le nombre des embryons, puisque chaque larve primitive engendre une assez grande quantité de germes internes. Ces Cercaires, lorsque les circonstances extérieures leur sont favorables, deviennent des Trématodes adultes.

Ces animaux possèdent en somme une métagénèse gemmulaire, puisque l'individu sexué donne des Sporocystes, dont les gemmules produisent de nouveaux individus sexués, et ainsi de suite. Cette métagénèse est *hétéromorphe*, car les Sporocystes et les Rédies diffèrent beaucoup, par leur forme et par la simplicité de leur structure, des Trématodes adultes et sexués ; elle est *embryonnaire* puisque les êtres qui fournissent des gemmules sont des larves, qui ne parviennent jamais à l'état définitif, et meurent après avoir accompli leur gemmulation. .

<div> <div>Alternance de générations.</div> <div> <div>Métagenèse.</div> <div> </div> </div> </div>	Hétérogonie.....	Holomorphe...	<i>Rotifères.</i>
		Hétéromorphe..	<i>Insectes hyménoptères,</i> en partie.
		Adulte .....	»
		Embryonnaire..	<i>Miastor, Chironomus.</i>
	Fissipare....	Holomorphe...	<i>Naïs.</i>
		Hétéromorphe..	<i>Autolytus prolifer.</i>
		Adulte .....	<i>Naïs.</i>
		Embryonnaire..	<i>Scyphystome.</i>
	Gemmipare..	Holomorphe...	<i>Hydres.</i>
		Hétéromorphe..	<i>Campanulariens.</i>
		Adulte .....	<i>Hydres.</i>
		Embryonnaire..	<i>Botrylles.</i>
	Gemmulaire.	Holomorphe et adulte.	<i>Spongiaires, Bryozoaires.</i>
		Hétéromorphe et embryonnaire.	<i>Trématodes endoparasites.</i>

## CHAPITRE IX

### LES LOIS DE L'EMBRYOLOGIE.

#### § 1. De l'évolution des êtres organisés.

I. GÉNÉRALITÉS. — Les êtres organisés diffèrent des inorganiques par la plasticité de la substance vivante qui les constitue. Cette substance, le *protoplasme*, n'est pas inerte ni indifférente aux circonstances qui l'entourent ; elle se renouvelle sans cesse par des échanges constants avec les milieux extérieurs, et se plie, dans la mesure où il lui est possible, aux diverses dispositions de ces milieux. Un individu quelconque, parmi les êtres organisés, n'est jamais semblable à lui-même durant son existence entière ; depuis le moment où son développement embryonnaire est achevé, où il a atteint son état adulte, jusqu'à celui de sa mort, les milieux qui l'entourent agissent sur lui, et il réagit à son tour, en profitant d'eux dans la limite où cela lui est nécessaire pour entretenir la vitalité de son organisme. Cette connexité, cette liaison étroite entre les êtres organisés et les circonstances environnantes, porte le nom d'*adaptation*.

Il est en effet d'observation courante que ces êtres offrent une disposition conforme à la nature des agents extérieurs. Ils possèdent des appareils pour se déplacer dans ces milieux, d'autres appareils pour y saisir leurs aliments et l'oxygène nécessaire à leur respiration, d'autres systèmes pour percevoir plusieurs des états ou des changements d'états de la matière. Les êtres organisés sont en somme pliés aux circonstances ambiantes, *adaptés* à elles, et leur structure se trouve enserrée à cet égard dans des limites tellement précises qu'ils ne peuvent maintenir leur vitalité, si

ces circonstances viennent à changer par trop leur manière normale.

La recherche des rapports établis entre les êtres et les milieux qui les entourent conduit donc au sentiment de l'existence d'une adaptation des premiers aux seconds. Ainsi les animaux qui volent dans les airs possèdent à cet effet des ailes, des expansions latérales de leur corps servant à les soutenir dans l'atmosphère. Ces ailes ne sont souvent pas comparables par leur origine; celles des Insectes sont des lames tégumentaires, et celles des Oiseaux sont des membres antérieurs transformés en vue de leur usage; mais elles se ressemblent pour ce qui tient à leur fonction, destinée à permettre une adaptation au vol. De même, ceux des Vertébrés qui vivent constamment dans l'eau appartiennent à plusieurs classes; on trouve parmi eux des Poissons et des Mammifères tels que les Cétacés, les Pinnipèdes et les Sirénides; cependant, malgré les différences de leur structure, ces animaux présentent une analogie d'aspect extérieur, voulue par leur mode particulier de vie, qui dénote l'influence exercée par le milieu environnant et l'adaptation de ces animaux à ce milieu. Le corps est allongé, fusiforme, de manière à fendre l'eau aisément; l'extrémité postérieure de l'individu porte une nageoire jouant le rôle de gouvernail, et les côtés sont souvent munis d'autres nageoires destinées à battre l'eau pour permettre la locomotion. Ce parallélisme, cette identité de disposition entre des animaux différents qui habitent un même milieu, est une preuve de l'action exercée par celui-ci sur les premiers, et de l'adaptation subie par ceux-là pour se prêter à cette action.

Jusqu'ici, l'adaptation ne se dénote que dans ses grandes conséquences, dans celles qui règlent l'organisation de groupes entiers; elle existe cependant en chaque individu pris à part. Cela se conçoit *à priori*, car un fait général est forcément la somme d'un grand nombre de faits spéciaux, et découle également de l'étude des êtres. Tous les naturalistes descripteurs savent que les représentants d'un même

type, si minime que soit son étendue, ne sont jamais complètement identiques. Ceux qui, parmi ces individus, habitent les mêmes régions et sont soumis aux mêmes influences, sont vraiment comparables sous tous les rapports, ou peu s'en faut, mais non ceux qui vivent dans des localités différentes; les circonstances externes n'étant pas tout à fait semblables, il en est de même pour les organismes. Les végétaux, placés dans une dépendance étroite vis-à-vis de l'air et du sol, donnent souvent des exemples frappants de ces adaptations individuelles; dans la limite d'une espèce, les plantes qui habitent des lieux découverts diffèrent de celles qui vivent dans des stations plus ombreuses; et ces adaptations sont vraiment propres aux individus, car elles ne se transmettent à leurs descendants qu'autant que persistent les mêmes influences extérieures, et disparaissent si ces influences viennent à se modifier.

Ainsi la matière organisée n'est pas inerte par rapport aux milieux environnants; elle possède une certaine plasticité qui lui permet de se plier à l'action de ces milieux, de s'*adapter* à elle; ce phénomène propre aux êtres organisés, la présence d'une structure conforme à l'état des circonstances ambiantes, est l'*adaptation*. L'adaptation se manifeste dans chacun de ces êtres, aussi bien dans la disposition essentielle de son organisme que dans les petites manifestations secondaires de l'aspect général; on la retrouve dans chaque individu comme dans chaque groupe d'individus, quelle que soit l'amplitude de ce dernier, et liée à un nombre d'autant plus grand des particularités de la structure que le groupe considéré a lui-même une valeur plus grande. En somme, l'*adaptation* est une force vitale dont le résultat est de modifier, dans la mesure du possible, l'organisme des êtres pour rendre plus précises et plus complètes ses relations avec les milieux; elle exerce constamment son action, et correspond à l'une des formes sous lesquelles se manifestent les phénomènes de la vie.

L'adaptation n'est pas la seule des notions de forces vi-

tales auxquelles conduit l'étude des êtres organisés ; il est une seconde de ces impulsions, constamment en lutte avec la première, qui a pour effet de conserver à l'organisme sa disposition primitive sans lui permettre aucun changement particulier ; cette nouvelle force est celle de l'hérédité. Il est en effet de connaissance habituelle que les descendants ressemblent à leurs générateurs, quel que soit le mode de reproduction employé ; cette ressemblance est le résultat de l'hérédité, qui est également l'une des formes des fonctions vitales.

L'hérédité ne borne pas son action à rendre les descendants identiques à leurs générateurs ; elle exerce son influence durant la vie entière des premiers, jusqu'à leur mort, et conserve leur organisme dans la même manière d'être, sans permettre aucune modification complémentaire. Les fonctions, les échanges nutritifs et respiratoires, sont réglés de manière à séparer strictement les pertes, à maintenir l'économie dans son intégrité, sans rien de plus. L'hérédité a donc un double jeu ; elle agit d'abord sur les embryons, en les rendant semblables aux générateurs dont ils dérivent ; elle agit ensuite sur ces mêmes individus devenus adultes, en les fixant dans une structure invariable.

Il suit de là que chaque être organisé est sollicité, durant son existence entière, par deux forces contradictoires, dont les résultats sont opposés. D'une part, l'hérédité, qui a façonné l'être pour le rendre semblable à ses ancêtres, le maintient dans cette disposition ; d'autre part, l'adaptation modifie cette organisation première, pour rendre plus étroites et plus précises les relations de l'individu avec les milieux extérieurs. Si ces milieux ne changent pas ; si, d'un autre côté, les rapports de l'individu avec eux ne subissent aucune modification, et sont les mêmes chez les descendants et les générateurs, l'influence de l'adaptation est presque nulle, et l'hérédité se trouve seule en cause. Mais s'il n'en est pas ainsi, comme les choses se rencontrent du reste dans la nature, si les milieux varient leur action, soit par leurs

changements, soit par le déplacement des individus dans leur intérieur, l'adaptation se fait sentir, et modifie, dans la mesure où cela est possible à l'organisme, la structure transmise par hérédité.

L'adaptation est donc, dans chaque être organisé, en état de lutte constante avec l'hérédité; cette opposition est l'essence même de la vie, en ce qu'elle règle les relations de l'être avec ce qui l'entoure, et influe par suite sur les rapports mutuels des organes. Cette *lutte vitale* existe dans tous les individus, les plus simples comme les plus élevés; elle varie d'intensité suivant le degré de complexité de leur économie, et suivant l'écart qui existe entre l'action actuelle des circonstances environnantes et celle qui s'exerçait sur leurs générateurs.

C'est Lamarck qui, le premier, a mis en lumière ces deux forces vitales, et a pressenti, sinon précisé, leur rôle mutuel et leurs influences opposées. L'état bien incomplet des connaissances acquises à l'époque où il vivait, l'a empêché parfois de formuler avec netteté les résultats de ces deux impulsions organiques; il les a cependant saisis dans leur ensemble, par une véritable intuition du génie le plus élevé. La science a fait depuis ce temps des progrès nombreux; l'observation démontre la réalité de phénomènes qui, pour les contemporains de Lamarck, devaient être considérés comme répondant à autant d'erreurs; mais il faut bien reconnaître que nous sommes à peine plus avancés que Lamarck lui-même quant aux causes de l'hérédité et de l'adaptation. Les essais d'explication donnés en ces dernières années ont enserré le problème dans des limites plus précises, ont prêté à quelques données fort justes; mais n'ont point pénétré tout à fait jusqu'au fond de cette question, qui touche du reste à la nature même de la matière vivante.

Les résultats de la *lutte vitale* sont aisés à concevoir. Chaque individu acquiert, par l'hérédité, une structure qui lui est transmise par son générateur; mais cet individu n'est



pas indépendant de ce qui l'entoure ; il est lancé dans les milieux extérieurs et se trouve obligé de s'accommoder à eux pour entretenir sa vitalité. L'organisation qui permettait une telle accommodation à son générateur la lui permet également ; il se conforme en sus, et pour son propre compte, aux circonstances qui l'enveloppent, et, si ces dernières viennent à varier, si lui-même se trouve placé par rapport à elles dans des conditions qui n'existaient pas pour ses ascendants, la structure héréditaire est quelque peu modifiée pour rendre l'adaptation plus étroite. Le corps de cet individu comporte dès lors une disposition complexe, composée de l'organisation acquise héréditairement, augmentée des changements produits par l'effet de l'adaptation. Le tout est transmis à ses descendants ; les modifications adaptatives semblent disparaître peu à peu, du moins d'après ce que nous savons, si les circonstances retournent à leur état primordial ; mais si ces dernières persistent dans leur nouvelle manière d'être, les changements survenus se conservent de même et sont fixés, c'est-à-dire font partie de l'héritage que chaque générateur remet aux individus issus de lui.

La structure acquise par l'hérédité se modifie donc par l'adaptation, et se transporte ainsi altérée de descendants en descendants, au cours des générations, en subissant de nouveaux changements qui sont transmis de même. Les variations adaptatives sont souvent insignifiantes pour chaque individu pris en particulier, mais s'accroissent par leur accumulation dans la série des générations successives. Elles sont plus ou moins accentuées suivant les êtres, sont presque nulles dans certains cas qui correspondent à la persistance de la même forme durant une longue période de temps, mais n'en existent pas moins. Les modifications prennent à la longue une certaine importance, changent de plus en plus l'aspect et la structure des êtres ; l'ensemble de ces phénomènes, causés par la lutte vitale, par le double effet de l'adaptation et de l'hérédité, est *l'évolution*.

Les êtres organisés ne sont point stables dans le temps. Il en serait bien ainsi si l'hérédité existait seule ; mais cette force est sans cesse modifiée par l'adaptation. Aussi les formes des êtres changent-elles au cours des âges, et ne se transmettent pas intégralement depuis une première génération jusqu'à une dernière. Tous ces êtres ont puisé leur origine dans des organismes fort simples, constitués par des masses de protoplasme semblables aux Protozoaires inférieurs qui vivent encore dans la nature actuelle ; toutes les particularités de forme et de disposition qu'ils présentent sont dues à des adaptations successives et fort nombreuses, qui se sont ajoutées les unes aux autres en se transmettant par hérédité. L'évolution est le fait même de ce changement opéré dans le temps ; il est permis de la définir comme *l'ensemble des qualités acquises par les êtres organisés depuis l'apparition de la matière vivante sur notre globe, et transmises en s'accumulant à travers les séries de générations*. Les qualités sont acquises par l'adaptation et transmises par l'hérédité.

Les résultats de l'évolution sont doubles. Du moment où ce phénomène consiste en une série de modifications subies par les êtres organisés depuis le début de la vie, ces derniers, en remontant le cours des âges, ont présenté un grand nombre de dispositions organiques, de plus en plus simples à mesure qu'elles sont plus éloignées de l'époque actuelle. La lignée des ancêtres d'un individu quelconque vivant aujourd'hui n'offrait pas la conformation qu'il possède ; il en était bien ainsi pour ses ascendants les plus directs, mais non pour les autres. Les plus lointains de ses générateurs étaient des êtres à la structure fort peu complexe, et en se rapprochant de lui, les formes changeaient, par une accumulation lente et continue de variations acquises, pour aboutir à la structure que cet individu présente actuellement. En se représentant la série complète des générations ancestrales qui se sont suivies pour en arriver à cette fin, on voit les formes se modifier, commencer par être fort simples, se compliquer ensuite,

et cela par l'apport successif de dispositions particulières ajoutées les unes aux autres; on assiste, en somme, à la genèse de ces formes, à la *morphogénèse*.

L'évolution ne consiste pas seulement en la morphogenèse des êtres; elle comporte aussi le développement, sérié et corrélatif au précédent, des fonctions; elle donne une *physiogenèse*. L'organe ne produit pas la fonction, pas plus que la fonction ne produit l'organe; ces deux genèses sont connexes, étroitement liées, et s'effectuent d'une manière parallèle. L'organe, avant de se délimiter et de se différencier dans le corps, est confondu avec les autres parties de l'économie; de même sa fonction, avant de se distinguer, est confondue avec les autres. L'adaptation détermine l'apparition synchronique du premier et de la seconde. A son début, l'organe est presque rudimentaire, et de même la fonction n'a qu'une portée très minime; ces premières ébauches, acquises par l'adaptation et transmises par l'hérédité, deviennent de plus en plus complexes par le jeu répété de nouvelles adaptations successivement acquises et transmises; et l'organe, de même que sa fonction, prend à mesure une importance plus grande et une délimitation plus nette. Tous deux naissent ensemble et se perfectionnent ensemble, sans que la production de l'un soit, d'une manière plus particulière, le résultat de l'existence préalable de l'autre.

L'évolution, avec les deux phénomènes qu'elle comporte, la morphogenèse et la physiogenèse, s'est donc exercée dans le temps pour donner les êtres tels qu'ils existent et ont existé. Elle s'est manifestée durant le cours des âges, et peut être nommée, par suite, l'*évolution ancestrale* ou *généalogique*; certains auteurs emploient encore, pour la désigner, l'expression créée par Hæckel, celle de *phylogénie*; le terme de *généalogie*, qui exprime le même fait, et qui est en outre d'usage courant, sera seul employé dans les considérations suivantes. L'évolution généalogique se compose de deux phénomènes: la *morphogenèse ancestrale* et la *physiogenèse ancestrale*.

Cette évolution n'est pas la seule qui existe. A côté d'elle en est une seconde, qui s'effectue également dans le temps, mais durant une période infiniment plus restreinte ; qui se manifeste pour chaque individu pris en particulier, et non à travers la lignée entière de ses ancêtres. Celle-ci est l'*évolution embryonnaire*. En effet, chacun des êtres, au début de sa vie, ne possède qu'une structure fort simple, et de beaucoup moins élevée que celle de son générateur ; il la complique, en subissant une série de changements de formes, ou de *phases embryonnaires*, pour aboutir à son organisation définitive. Il présente donc une *morphogenèse individuelle* et une *physiogenèse individuelle*, à lui propres, qui correspondent aux deux modalités de son évolution embryonnaire. La morphogenèse individuelle comporte, chez la plupart des animaux, un grand nombre de modifications complexes qui commencent à l'ovule, et ne cessent qu'au moment où l'organisme atteint l'état adulte. La physiogenèse individuelle est de portée plus restreinte ; car plusieurs des organes de l'embryon ne fonctionnent pas, ou ne remplissent leur rôle que durant un laps de temps fort court.

Ces phénomènes évolutifs s'effectuent suivant un certain nombre de procédés, qui se manifestent chez tous les êtres, et ne varient pas ; du moins dans la limite où il est permis de conclure d'après les observations acquises. Ces procédés, qui interviennent constamment et d'une manière toujours semblable, correspondent, puisqu'ils règlent les dispositions organiques et les formes des êtres vivants, à autant de *lois naturelles*. Parmi ces lois, les unes dérivent du principe de l'hérédité, et correspondent aux moyens mis en jeu par l'hérédité pour s'exercer ; et les autres proviennent de même du principe d'adaptation. Toutes les lois naturelles connues, qu'il est permis d'extraire des faits trouvés jusqu'ici, ne seront pas expliquées dans les paragraphes suivants ; les seules à examiner dans le présent ouvrage sont celles qui touchent à la morphogenèse individuelle ou embryonnaire, c'est-à-dire à ce mode d'évolution qui nous est directement et entière-

ment sensible par l'observation. Il est cependant utile de fournir, au préalable, quelques notions complémentaires sur l'évolution généalogique, sur ses causes, sur son parallélisme avec l'évolution embryonnaire ; ces données permettront de mieux saisir l'importance des lois de la morphogénie individuelle, en montrant qu'elles découlent de même des deux principes, l'adaptation et l'hérédité, qui exercent leur action sur tous les êtres.

II. ÉVOLUTION EN GÉNÉRAL. — La notion de l'évolution subie par la matière vivante est déjà fort ancienne ; on en trouve des traces dans les écrits d'auteurs antérieurs à notre époque ; mais elle était alors très diffuse, ne s'appuyait sur aucune donnée précise, répondait seulement à des spéculations d'ensemble que rien ne démontrait, et au moyen desquelles on tâchait d'expliquer la nature. La même observation doit être également faite au sujet des auteurs qui ont traité cette question dans le courant du siècle dernier ; le sentiment de l'évolution s'imposait à l'esprit de plusieurs naturalistes, mais rien ne prouvait qu'il exprimât une réalité. Il faut arriver jusqu'à Lamarck, c'est-à-dire jusqu'au début du présent siècle, pour trouver à cet égard des indications logiques. Lamarck ne s'est pas borné, en effet, à avoir l'intuition des phénomènes évolutifs ; il a tâché de les expliquer, de rechercher leurs causes, et est parvenu le premier à démontrer l'existence constante, chez tous les êtres, de l'hérédité et de l'adaptation. Ses démonstrations sont cependant bien imparfaites, mais il ne convient d'en accuser que l'état fort incomplet des connaissances biologiques d'alors ; les faits manquant, les essais d'explication étaient par suite d'une grande insuffisance. Et cependant Lamarck a pressenti les plus importantes des notions que nous possédons aujourd'hui. L'œuvre de Darwin et celle de Wallace consistent à signaler la présence d'une des manières de l'adaptation, la *sélection* ou *prédominance de l'individu le mieux adapté*. A part cette considération nouvelle, la plupart des autres données prin-

cipales, qui permettent de concevoir les causes de l'évolution, sont dues à Lamarck.

Une question des plus importantes se pose tout d'abord au sujet de l'évolution : la connaissance de la direction dans laquelle elle a procédé. Le fait incontestable est que les êtres changent de formes au cours des générations successives ; mais ce changement a-t-il lieu en progressant du simple au complexe, ou inversement en allant du complexe au simple ? Ces modifications correspondent-elles à un perfectionnement continu ou à une régression ? H. Milne Edwards a résolu ce problème avec sa loi du *perfectionnement par la division du travail physiologique* ; grâce à lui, à cette loi qu'il a formulée le premier et démontrée avec la plus grande précision en ayant le sentiment fort net de toutes ses conséquences, la biologie moderne entière, avec ses tendances philosophiques se bornant en somme à constater que le complexe dérive du simple par une différenciation continue, a été fondée. Lamarck et H. Milne Edwards sont bien en cela les créateurs de la science naturelle moderne ; l'œuvre de l'un complète celle de l'autre pour établir les bases de notions que les naturalistes d'aujourd'hui se bornent à développer.

Le perfectionnement par la division du travail physiologique, par la différenciation progressive des fonctions, est le résultat final auquel conduit l'adaptation. Il convient de prendre ici le terme « perfectionnement » dans son sens le plus large, dans celui qui correspond à une adaptation plus parfaite aux circonstances environnantes. La suppression de certains organes, du tube digestif chez plusieurs animaux parasites, des appareils locomoteurs chez des êtres fixés, est dans son essence un perfectionnement ; par elle, en effet, des systèmes inutiles, qui ne servent à rien et qu'il faudrait cependant entretenir, disparaissent ; cette économie est un perfectionnement réel, une adaptation plus précise et plus complète aux conditions extérieures.

L'adaptation de tous les êtres s'est faite, au cours des

âges, en déterminant l'apparition dans l'organisme d'appareils nouveaux et de fonctions nouvelles ; les uns et les autres sont d'abord confondus, puis se séparent et se compliquent peu à peu par l'effet de l'adaptation ; le terme déjà employé de *différenciation* exprime avec justesse ce phénomène. L'organisme acquiert donc une complexité sans cesse plus grande, en le considérant bien entendu dans la série entière des générations successives ; et, par conséquent, l'évolution procède, dans sa marche, du simple au complexe, et nullement dans le sens contraire ; l'expression *complexe* répondant ici à une adaptation plus parfaite.

La première partie de ce paragraphe montre de quelle manière la notion de l'évolution des êtres se déduit, par le raisonnement, des données relatives à l'hérédité et à l'adaptation, qui sont indiscutables aujourd'hui. Cependant cette notion est d'une telle importance, au point de vue de la philosophie naturelle, que les preuves matérielles capables de démontrer sa réalité ne seront jamais trop nombreuses. Sans insister à cet égard, sans exposer ici des considérations fort longues à expliquer en entier, et que beaucoup d'auteurs ont fournies avec la plus grande compétence, il est bon cependant de donner une esquisse des principales de ces preuves.

Ces preuves sont de deux sortes, et touchent toutes à la morphogénie ; il est possible de concevoir l'évolution de la physiogénie, en se basant sur les changements des formes présentées par les êtres. La première série tient à l'observation de morphogénèses complètes ; les documents embryologiques servent à l'établir. Celles de la seconde série sont toutes d'induction ; étant donnés quelques faits particuliers, constatés dans tous les groupes d'êtres, on conclut d'après eux au phénomène général.

L'embryologie, qui montre pour chaque individu une morphogénèse complète, est la meilleure des preuves de l'évolution morphogénétique ancestrale. Tout individu, parmi

les Métazoaires, c'est-à-dire parmi les animaux pluricellulaires, n'est composé à son début que par une seule cellule : l'ovule. Cette cellule, rajeunie par son union avec un spermatozoïde, douée par là d'une puissance génératrice considérable, se modifie de diverses manières pour aboutir à l'organisme adulte ; la substance vivante qui la constitue se résout en nouveaux éléments cellulaires, dont le nombre augmente sans cesse jusqu'à atteindre le chiffre définitif, pendant qu'eux-mêmes se différencient, et se disposent pour édifier les appareils de l'économie. Du moment où cette morphogenèse existe, où, en surplus, elle est réglée dans sa marche par des lois fixes et invariables dont tous les animaux montrent l'application, elle doit forcément avoir un sens. L'hérédité est le seul moyen d'expliquer sa présence ; l'individu subit aujourd'hui de telles modifications, parce que ses ancêtres les ont subies autrefois. La morphogenèse individuelle se présente donc comme une sorte de décalque de la morphogenèse ancestrale ; et puisque la première existe matériellement, on doit conclure à la réalité de l'autre. Les preuves secondaires, destinées à démontrer la réalité du parallélisme de la première et de la seconde, de leur connexité et de leur dépendance héréditaire, seront exposées plus loin.

Les autres preuves, inductives, portent sur des faits nombreux. Les documents paléontologiques fournissent plusieurs des meilleures d'entre elles ; il a été possible, tout récemment, d'établir la généalogie de certains groupes d'êtres, et surtout celle des Mammifères ongulés, en se basant sur les vestiges laissés, par les ancêtres de ces animaux, dans les terrains déposés lors des époques où ils ont vécu. Les mêmes documents, et, dans certains cas, des observations faites sur plusieurs êtres actuels, ont également permis de démontrer l'existence de changements assez grands pour passer d'une espèce à une autre espèce, ou même d'un genre à un autre genre, et cela durant un nombre assez restreint de générations.



De nouvelles considérations, dues à Huxley, permettent également d'arriver au même but. Les descendants d'un générateur quelconque ne sont pas identiques de tous points ; ils diffèrent les uns des autres par des détails très minimes, fort secondaires, mais qui n'en existent pas moins ; les observations relatives à ces variations individuelles, et qui touchent tout aussi bien à l'aspect extérieur qu'aux dispositions des organes, sont actuellement fort nombreuses. Ces différences sont plus grandes si, au lieu de considérer les seuls descendants d'un même générateur, on compare entre eux les descendants de deux ou de plusieurs générateurs semblables et vivant dans les mêmes milieux. Elles sont plus grandes encore si l'on examine les êtres issus d'individus de même espèce, mais habitant des localités différentes. En somme, et sans aller plus loin, on assiste, en suivant un tel procédé, à une sériation régulière et progressive des dissemblances, qui vont de celles établies entre les descendants d'un même générateur à des différences entre des représentants de deux races secondaires d'une même variété, puis à celles existant entre les représentants de deux variétés d'une même espèce, puis à celles qui séparent les individus appartenant à deux espèces d'un même genre, et ainsi de suite. Ces différences se tiennent toutes, et l'on passe avec régularité et continuité des unes aux autres. On est donc entraîné à conclure, en résumant le raisonnement qui s'opère alors dans l'esprit, que les dissemblances entre les groupes d'êtres répondent à une exagération de celles qui s'établissent entre les descendants d'un même générateur ; que les premières sont liées aux secondes par des transitions lentes et nombreuses ; et que, du moment où celles-ci se manifestent durant le laps de temps fort court de la vie d'un individu, celles-là s'effectuent également durant un laps de temps d'autant plus long qu'elles sont plus profondes, et à travers une série d'autant plus grande de générations successives.

La notion des phénomènes évolutifs, c'est-à-dire des chan-

gements subis au cours des âges par les générations successives des êtres organisés, doit être accompagnée de deux autres, qui découlent d'elle. L'une tient à la longue durée de l'évolution; l'autre à ce fait que l'évolution, tout en allant toujours du simple au complexe, a procédé dans des sens divers et nombreux, en déterminant l'apparition de combinaisons organiques fort différentes. En d'autres termes, l'évolution s'exerce constamment depuis le commencement de la vie, et elle s'exerce de manières dissemblables suivant les êtres.

Les générations se sont succédé en quantité incommensurable sur notre globe, depuis l'époque où les premiers êtres se sont montrés; ces derniers devaient, d'après la loi du perfectionnement par la division du travail, présenter une simplicité extrême, et consister seulement en des masses protoplasmiques privées de membranes enveloppantes et de noyaux. Les Protozoaires inférieurs, placés par Hæckel dans son groupe des Protistes, permettent sans doute de concevoir, d'après eux, la structure de ces ancêtres les plus lointains de tous les corps vivants. La vie de chaque individu, prise isolément, est infiniment petite, comparée à la durée des âges qui se sont suivis depuis l'apparition de ces êtres primitifs. Aussi, cette dernière période de temps, grâce à son extrême grandeur, a-t-elle permis à toutes les petites modifications secondaires, résultats de l'adaptation, de s'ajouter les unes aux autres en se transmettant toutes par l'hérédité, et de produire par leur accumulation successive les organisations complexes qui existent aujourd'hui.

Tout en s'exerçant sans cesse de la même manière, du simple au composé, l'évolution s'est effectuée dans des sens divers, à cause des différentes sortes d'adaptation que les êtres sont capables de présenter; en outre, sa marche a été plus ou moins rapide. Elle n'a pas toujours procédé dans la même direction; il est impossible d'établir une série linéaire, comprenant tous les types d'animaux, et allant depuis les Protozoaires inférieurs jusqu'aux Mammifères. Les ancêtres

de ces derniers ne sont pas des Oiseaux ; les ancêtres des Vertébrés ne sont pas des Insectes ni des Mollusques supérieurs ; les Oiseaux et les Mammifères représentent des branches issues d'une même souche de Vertébrés inférieurs, qui ont évolué parallèlement l'une à l'autre pour donner leurs subdivisions secondaires, et non une même branche où les Oiseaux occuperaient la base et les Mammifères le sommet. De même les Vertébrés, les Insectes et les Mollusques constituent trois groupes distincts, ayant sans doute mêmes ancêtres, mais fort éloignés ; ils n'ont plus rien offert de commun depuis le moment où ces ancêtres ont fourni l'origine des plus simples d'entre eux, ou de leurs ascendants directs.

Si l'on essaie de dresser, d'après les faits acquis à la science, un tableau généalogique des êtres organisés, on constate que l'on doit disposer ce tableau comme un arbre aux branches nombreuses, qui se subdiviseraient elles-mêmes en rameaux infinis. Le tronc de cet arbre est représenté par les premiers apparus des êtres vivants ; les grosses branches correspondent aux grandes séries ; les branches plus petites aux embranchements ; les rameaux insérés sur ces dernières aux classes, et ainsi de suite, jusqu'aux plus petits ramuscules, qui désignent les genres et les espèces. Cet arbre généalogique exprime sans doute la notion des choses ; il symbolise la diversité de l'évolution dans le temps, qui a donné aux groupes, les uns par rapport aux autres, le caractère de branches collatérales.

Cet arbre généalogique, que la science actuelle permet déjà d'esquisser dans ses grands traits, et dont l'établissement définitif est le but principal des recherches de la biologie, si elle parvient jamais à l'atteindre, reproduit deux ordres de choses. Il indique d'abord les affinités naturelles des groupes ; il indique ensuite la généalogie des êtres, telle qu'elle s'est effectuée dans le temps. Il permet de voir comment les changements de forme, la morphogenèse ancestrale, se sont effectués à travers les générations successives,

pour arriver, en partant des corps vivants primitifs, à fournir les divers organismes complexes. Les affinités naturelles des groupes résultent de leur généalogie ; mais nous ne pouvons connaître cette dernière que par ses effets, et les efforts de la science tendent à comprendre les premières pour s'élever à concevoir la seconde. Il est probable, il est même certain, que l'on ne saura jamais établir en son entier la généalogie de tous les types d'êtres organisés ; beaucoup d'entre eux ont disparu sans laisser aucune trace de leur ancienne présence sur le globe ; et, pour beaucoup de ceux qui existent encore aujourd'hui, les grands traits de leur ascendance pourront seuls être donnés, non ses particularités secondaires, à cause de l'état incomplet des observations que fournit leur morphogenèse individuelle.

L'embryologie, ou la morphogenèse individuelle, est en effet le principal recours, souvent le seul, en pareille circonstance ; elle montre comment l'organisme se façonne peu à peu, en passant par une série d'ébauches successives et toujours plus complexes ; et elle permet de se représenter d'après elle la morphogenèse ancestrale. Elle donne tout d'abord des renseignements précis sur les affinités naturelles des groupes ; des animaux, qui diffèrent entre eux lorsqu'ils sont adultes, se ressemblent lorsqu'ils sont encore des embryons, et de ces ressemblances, d'après l'instant où elles se présentent et d'après leur état, se déduisent les rapports. En permettant d'établir de telles affinités, elle indique aussi les relations généalogiques ; du moment où une phase embryonnaire est commune à deux groupes d'animaux, il est permis d'admettre que cette phase représente, sous une forme passagère, un état autrefois permanent et possédé par des ancêtres également communs à ces deux groupes. Cette phase embryonnaire est une résurrection momentanée de la disposition organique propre à ces ancêtres ; elle autorise à concevoir, d'après elle-même, la nature de cette disposition, et à établir en quoi consiste la souche de ces deux groupes.

Mais un tel raisonnement ne doit être admis que dans la limite où il est démontré que l'évolution embryonnaire est un rappel, dans la vie de chaque individu, de l'évolution généalogique et des changements de forme subis par ses ancêtres; il est nécessaire de prouver que la morphogenèse individuelle est un bref résumé de toute la morphogenèse ancestrale. Des faits nombreux permettent de considérer comme exacte cette corrélation. Ils dénotent bien en surplus que les embryons ne reproduisent pas toujours avec précision la structure des ancêtres; mais cette ressemblance est juste dans son ensemble. De nombreuses variations se présentent, il est vrai, à cet égard; mais comme les considérations exposées plus loin permettent de voir en quoi elles consistent, il est souvent possible de vaincre cette difficulté, et de conclure de la morphogenèse embryonnaire à la morphogenèse ancestrale.

Les preuves d'un tel parallélisme aboutissent toutes au même but : dans chaque groupe naturel, les embryons des êtres les plus élevés présentent, d'une manière passagère et suffisamment approchée, une disposition du corps semblable à celle que montrent en permanence les adultes des représentants les plus simples. Il existe bien à cet égard quelques différences; la concordance n'est pas complète toujours, car les embryons subissent, dans la genèse de leurs organes, des déplacements déjà esquissés plus haut et qui seront précisés plus loin; mais elle est réelle dans l'ensemble. Cette règle, qui est l'une des plus importantes de l'embryologie, a été démontrée depuis longtemps déjà par E. Geoffroy Saint-Hilaire, lorsqu'il signalait la ressemblance qui existe entre le crâne des Poissons et celui des embryons de Mammifères. On la retrouve, pour chaque système organique, dans tous les embranchements du monde animal.

Ainsi, d'une façon constante, le squelette interne des Vertébrés est constitué à son début par une petite baguette rigide, la notocorde, étendue dans le corps entier suivant son axe longitudinal, et placée au-dessous de l'ébauche des

centres nerveux, entre cette dernière et le tube digestif. Cette notocorde apparaît chez les embryons de ces animaux alors qu'ils sont encore fort jeunes ; elle représente à elle seule, et pendant un certain temps, tout le squelette ; ensuite, des formations nouvelles naissent autour d'elle, l'enveloppent, et donnent la colonne vertébrale ; la genèse de ces dernières est postérieure à celle de la notocorde. Or le Vertébré le moins élevé, l'*Amphioxus*, ne possède en lui-même, pour soutenir ses centres nerveux, que la notocorde, et ne contient aucune autre partie squelettique. Il résulte de là que les embryons des Vertébrés, au moment où ils n'offrent que leur notocorde, se trouvent montrer d'une manière passagère, et à cet égard, la disposition que l'*Amphioxus* présente en permanence. Ce dernier animal est le plus simple de tous les représentants de l'embranchement ; les Vertébrés plus élevés passent donc, dans leur morphogenèse embryonnaire, par une phase que l'*Amphioxus* réalise durant sa vie entière. La concordance entre les êtres les moins élevés d'un groupe, qui sont également les plus anciens, puisque l'évolution procède du simple au complexe, et les embryons des êtres plus haut placés, est donc parfaite dans ce cas.

D'autres animaux, voisins des Vertébrés et appartenant à l'embranchement des Tuniciers, fournissent des exemples tout aussi probants. Les larves de plusieurs d'entre eux, qui composent la classe des Caducicordes, ainsi nommée à cause des considérations suivantes, possèdent une queue dans la région postérieure de leur corps. Cet appendice leur sert pour nager ; il est soutenu par une notocorde semblable à celle des Vertébrés. Lorsque la larve abandonne son état de liberté, et se fixe à un support pour revêtir son aspect définitif, cette queue, avec la notocorde qu'elle renferme, s'atrophie et disparaît ; l'adulte n'en montre aucun vestige. Il est cependant des Tuniciers, les Appendiculaires, qui constituent la classe des Pérennicordes, dont la queue persiste durant la vie entière, et ne s'atrophie jamais ; cette présence constante de l'appendice locomoteur se lie à une grande sim-

plicité de l'organisation. Les faits sont tels que les Appendiculaires ressemblent, sous tous les rapports, à des larves de Tuniciers caducicordes qui, possédant des organes sexuels, seraient capables de se reproduire. La concordance est encore frappante entre les adultes de ce groupe inférieur des Appendiculaires et les embryons des Caducicordes ; le parallélisme entre la morphogenèse individuelle de ces derniers et la morphogenèse ancestrale est évidente, puisque les Appendiculaires sont plus simples que les autres, et sans doute plus anciens qu'eux.

Tous les embranchements du monde animal offrent des données qui permettent d'aboutir à ce résultat. Tels sont encore les Échinodermes. Les représentants de la classe des Échinides se laissent disposer en deux séries : les Réguliers et les Irréguliers. La paléontologie signale que les premiers sont les plus anciens comme apparition dans le temps, et que les seconds sont les plus récents ; en appliquant ces notions à la morphogenèse ancestrale, et en se basant aussi sur plusieurs liaisons de genres et de familles, liaisons également démontrées par les documents paléontologiques, on constate que, dans leur ensemble, les Réguliers sont venus tout d'abord sur le globe, et que plusieurs types disparus appartenant à leur série sont les ancêtres des Irréguliers. Or le développement embryonnaire de ces derniers, leur morphogenèse individuelle, concorde de tous points avec cette morphogenèse ancestrale ; en effet, les Irréguliers, alors qu'ils sont fort jeunes, au moment où ils viennent de quitter leur libre vie larvaire et où ils forment les plaques de leur test, sont semblables à des Réguliers ; la dissymétrie de leur organisme ne se montre qu'ensuite, lors des phases de l'accroissement qu'ils subissent pour parvenir à leur taille définitive.

D'autres Échinodermes, faisant partie de la classe des Crinoïdes, présentent des phénomènes analogues. Certains d'entre eux, les Pentacrines, les Rhizocrines, sont fixés à des supports par un long pédoncule ; plusieurs autres, les Co-

matules, sont libres par contre, et n'offrent, lorsqu'ils sont adultes, aucune région assimilable au pédoncule des précédents. La paléontologie dénote d'autre part que ces derniers sont les plus récents, et les premiers les plus anciens. Et, en concordance avec ces données, les Comatules, alors qu'elles sont encore petites et à l'état d'embryons, possèdent de longs pédoncules, semblables à leurs correspondants des Rhizocrines et des Pentacrines, qui les attachent à des corps étrangers; elles les quittent pour devenir libres, au moment où leur organisme atteint sa disposition définitive.

Des exemples d'un tel parallélisme ne sont jamais trop nombreux pour entraîner la conviction que, dans ses traits généraux, la morphogenèse individuelle est vraiment un décalque de la morphogenèse ancestrale. Les considérations précédentes le prouvent pour les types supérieurs de chaque groupe naturel, en comparant leurs embryons aux types inférieurs; la même conclusion doit également s'appliquer à ces derniers. De ce que certaines phases embryonnaires des formes élevées rappellent, d'une manière passagère, les états permanents des êtres plus simples, il faut conclure qu'une valeur identique s'adresse également aux autres phases des premières. Les dispositions concordantes sont les dernières dans la série des périodes du développement embryonnaire, car, dans chaque groupe naturel, les différences entre les formes élevées et les formes plus simples ne sont pas excessives, tout en étant souvent fort grandes. Si ces dernières dispositions embryonnaires correspondent réellement à des organisations définitives de types inférieurs, il est forcé d'admettre que les premières de ces dispositions ressemblent à des structures définitives d'êtres encore plus simples que ces types inférieurs, et qui n'existent plus dans la nature actuelle tout en ayant vécu autrefois. En pareille matière, étant données la liaison des générations dans le temps et la similitude profonde qui se manifeste entre tous les animaux dans la manière d'être de leur développement, qui va constamment du simple au complexe, la conclusion



du particulier au général s'impose. Et elle s'impose d'autant mieux, que les premières phases embryonnaires des représentants inférieurs du groupe sont identiques à celles des représentants supérieurs du même groupe. En les comparant les unes aux autres, on a le sentiment que ces êtres dérivent d'ancêtres communs, moins élevés encore que les plus simples d'entre eux; et que les premiers en sont restés au point où nous les trouvons aujourd'hui, alors que les seconds ont poursuivi leur évolution, en perfectionnant sans cesse leur organisme. Et par extension, les premiers réalisent encore, dans la nature actuelle, la structure possédée autrefois par les ascendants des seconds alors que commençait leur évolution complémentaire; ces ascendants, avec les formes inférieures, étant issus des mêmes ancêtres.

Jusqu'ici, les exemples de la concordance entre l'évolution embryonnaire et l'évolution généalogique ont été choisis parmi des groupes d'êtres assez élevés dans la série; les animaux placés plus bas en donnent cependant de tout aussi nets. Ainsi les Annélides, dans leurs développements larvaires, ne possèdent d'abord dans leur organisme qu'un petit nombre d'anneaux; ce chiffre débute par l'unité, et s'accroît par la genèse incessante de nouvelles unités qui s'ajoutent aux précédentes. Or, les Rotifères, et notamment certains d'entre eux, tels que la *Trochosphaera æquatorialis*, ressemblent en tout à des larves d'Annélides prises au moment où la production des anneaux n'a pas encore commencé. En outre, certains autres animaux, dont la situation zoologique a prêté, dans ces derniers temps, à beaucoup de controverses, les *Dinophilides*, sont assimilables à des embryons d'Annélides qui posséderaient une quantité restreinte de segments. Le parallélisme entre la morphogenèse ancestrale et la morphogenèse individuelle est encore démontrée par ces animaux.

Tous les groupes d'êtres permettent d'aboutir à de telles conclusions; il suffit de comparer entre eux l'état d'un or-

gane quelconque chez tous les représentants du groupe et le développement embryonnaire de ce même organe pour en arriver constamment à ce résultat ; et cela, quelle que soit la situation de ces êtres dans la série. Un dernier exemple, aussi probant que les précédents, peut être choisi parmi tous ceux qu'offrent les Coelentérés. Les Actinides, les Madréporides, possèdent dans leur corps un nombre considérable de cloisons ; ces appendices naissent avec régularité, suivant des lois connues, les uns après les autres ; il s'en forme d'abord deux, puis deux encore, ce qui fait quatre, puis deux de nouveau, et ainsi de suite, de manière à porter le chiffre total à six, huit, dix et douze ; d'autres cloisons sont en outre produites par la suite. Il n'en est pas moins vrai que les jeunes Actinides commencent par offrir une quantité restreinte de cloisons, avant de parvenir à en posséder le nombre considérable qu'elles montrent lorsqu'elles sont adultes. Dans la nature actuelle, certains Coelentérés voisins des Actinides, les *Edwardsiées*, ressemblent, sous tous les rapports, comme structure et comme aspect, à des Actinies réelles ; seulement elles ne portent que huit cloisons dans leur corps. La signification d'un tel fait se conçoit déjà ; du moment où les *Edwardsiées* ne dépassent jamais le chiffre huit sous ce rapport, du moment où les Actinides vont beaucoup plus loin en offrant pourtant, dans le cours de leur développement embryonnaire, une phase où elles ont seulement huit de ces appendices, il convient d'admettre que les *Edwardsiées* rappellent, à notre époque et sous une forme permanente, l'un des états réalisés autrefois par les ancêtres des Actinides, et que ces dernières montrent aujourd'hui d'une façon passagère.

Aussi, et sans aller plus loin dans un tel exposé, la conclusion s'impose que la morphogenèse subie actuellement par chaque individu dans son développement embryonnaire est un décalque, une copie, de la morphogenèse subie autrefois par ses ancêtres dans leur évolution généalogique. La concordance n'est pas exacte ni précise, car les embryons

modifient dans certains cas leurs phénomènes génétiques pour se plier à diverses adaptations qui leur sont propres ; c'est la préoccupation des embryologistes de savoir en quoi ces altérations consistent, et de discerner, parmi tous les procédés employés par les embryons, les particularités héréditaires de celles qui sont adaptatives. Un certain nombre de lois, formulées plus loin, permettent d'arriver, dans la plupart des cas, à établir cette distinction. Mais, ces modifications mises à part, il faut poser, comme règle préalable à toutes les études de biologie, que les changements évolutifs subis par un individu reproduisent, en petit et dans leur ensemble, les changements évolutifs supportés précédemment par la lignée des ancêtres de cet individu. Les premiers s'exercent pendant un temps fort court sur un seul individu, alors que les seconds se sont manifestés durant un temps fort long sur une série immense d'individus engendrés les uns par les autres, de générateurs et de descendants ; ce sont là, en allant au fond des choses et faisant abstraction des altérations embryonnaires, les seules différences importantes qui existent entre ces deux ordres de phénomènes.

Ces différences s'établissent entre les deux évolutions prises en elles-mêmes ; mais il en est d'autres qui tiennent aux notions que nous avons sur ces dernières, et qu'il est nécessaire de préciser. L'évolution embryologique, la morphogenèse individuelle, se passe de nos jours et pour chaque être ; elle est directement accessible à nos sens, et il nous est possible de l'apprécier par l'observation. Il n'en est point ainsi pour l'évolution généalogique, pour la morphogenèse ancestrale ; celle-là a bien existé dans le temps, mais nous ne pouvons connaître d'elle que les vestiges qu'elle a laissés dans le développement embryologique, et dans les documents de la paléontologie. Les notions synthétiques qui se dégagent de l'anatomie comparée s'ajoutent encore à cette source restreinte de matériaux ; mais les conceptions qui découlent de l'embryologie sont les plus nombreuses et les plus complètes.

L'évolution généalogique est fermée à l'observation directe, et le sera sans doute toujours, car il n'est guère possible de s'imaginer, dans l'état présent de la science, un moyen de la rendre accessible ; il est seulement permis d'affirmer sa réalité, de la fixer dans son ensemble et dans ses principales particularités, et non d'aller plus loin. Ces considérations suffisent pour montrer quelle circonspection il est nécessaire d'avoir en de pareils cas, car il faut bien peu de chose pour dépasser les faits et entrer en plein dans les suppositions. Or, une science, pour mériter vraiment ce nom, doit seulement être composée d'études de faits, et des conséquences immédiates qui découlent de ces faits ; les hypothèses sont souvent utiles, mais à la condition de les prendre pour ce qu'elles sont, et de ne point les placer sur le même rang que les observations et les conclusions directes qui dérivent d'elles.

Dans le cas actuel, l'évolution embryologique est réelle ; il en est de même pour l'évolution généalogique, que démontrent un certain nombre de faits particuliers, et que la liaison des individus dans le temps autorise à étendre à toute la matière vivante. D'autre part, la comparaison de la première avec les quelques indications qui sont fournies sur la seconde par la paléontologie et par l'anatomie comparée engage à admettre, comme conclusion immédiate, que la morphogenèse individuelle est une copie très simplifiée et très rapide de la morphogénèse ancestrale. De nouvelles comparaisons permettent de discerner, dans la morphogenèse individuelle, plusieurs des dispositions transmises par hérédité. Mais la certitude diminue à mesure que l'on avance dans ces conceptions, et il n'est guère possible d'approfondir davantage. A plus forte raison est-il nécessaire de n'accepter qu'à titre provisoire, et sous les plus grandes réserves, un certain nombre de notions qui permettent de comprendre avec assez de commodité diverses dispositions organiques. Ces notions sont utiles en ce sens qu'elles expriment et résument l'état présent de la science ; il est souvent nécessaire

de les accueillir, car elles expliquent avec bonheur beaucoup de faits incompréhensibles sans elles ; mais on ne doit jamais oublier leur caractère essentiellement subjectif, ni leur accorder une importance qu'elles n'ont pas.

III. DES PROCÉDÉS ÉVOLUTIFS. — L'évolution est une conséquence des deux propriétés principales des êtres organisés : l'adaptation et l'hérédité. Chaque individu, étant plongé dans les milieux qui l'entourent, subit leur influence, et s'adapte à eux dans la mesure où cela lui est possible ; ce phénomène est l'*adaptation individuelle*. Il transmet, par l'hérédité, sa manière d'être entière à ses descendants ; ceux-ci subissent à leur tour de nouvelles adaptations individuelles, qui s'ajoutent à celles déjà acquises. Ces qualités s'accumulent ainsi sans cesse à mesure que les générations se succèdent ; et, tout en étant insignifiantes lorsqu'elles sont prises séparément, elles finissent par donner une somme importante. Cette somme est l'*adaptation ancestrale*, ou l'héritage de structure organique reçu par chaque individu de ses ancêtres, et qu'il transmet lui-même en son intégrité, dans les circonstances normales, à ses descendants.

Chaque individu, chaque corps de matière vivante, est sollicité par ces deux forces, qui appartiennent à sa substance et qui interviennent dans toutes ses actions. D'une part, l'hérédité donne à l'organisme sa structure, telle qu'elle provient des ancêtres, et la maintient sans lui permettre de changements ; d'autre part, l'adaptation a pour but de modifier cette structure, pour la placer plus étroitement sous la dépendance des milieux extérieurs. Comme on l'a déjà vu plus haut, et comme les choses se déduisent de ces considérations, ces deux forces sont en lutte dans chaque individu, car l'une essaye de transformer ce que l'autre conserve ; c'est la lutte vitale, qui s'exerce constamment depuis la naissance jusqu'à la mort, et dont la notion s'impose pour comprendre les relations des êtres avec ce qui les entoure.

Mais si l'adaptation et l'hérédité sont en lutte dans chaque

individu considéré en lui-même, en revanche elles se complètent dans la série des générations qui se suivent. Lorsqu'un individu vient à modifier quelque peu sa structure pour se prêter aux exigences des milieux extérieurs, vient à subir une adaptation, l'hérédité exerce son influence sur ce nouvel état comme sur tous les caractères déjà acquis, et le transmet avec les autres aux descendants. Cependant, et c'est là un sujet de discussions fréquentes entre plusieurs naturalistes actuels, toutes les modifications ne sont pas transmissibles; à en juger d'après les faits connus, il semble que leur report par l'hérédité ne s'effectue que dans le cas où la transformation adaptative est peu importante pour chaque individu, et s'accorde avec la manière d'être des circonstances environnantes. Plusieurs hypothèses, dont l'examen serait en dehors des limites de cet ouvrage, ont été proposées pour expliquer ces phénomènes; la plus importante est celle de Weissmann, relative à la continuité du plasma germinatif, déjà signalée dans plusieurs des précédents chapitres, et qui sera discutée plus loin avec de plus amples détails.

Quoi qu'il en soit, si toutes les modifications individuelles ne sont pas transmises aux descendants, plusieurs d'entre elles sont vraiment conservées par l'hérédité. Celles-là seules jouent un rôle dans l'évolution généalogique, car seules elles s'accumulent les unes sur les autres, dans la série des générations, pour opérer les changements de formes et de fonctions. L'action de l'hérédité complète alors celle de l'adaptation. — Toutes deux sont propres aux êtres vivants, mais s'exercent de manières différentes. La première est interne à l'organisme, s'il est permis de s'exprimer ainsi, et ne dépasse pas ses limites; elle fait que tous les éléments de l'être accomplissent leur rôle vital, tel qu'ils doivent le remplir, et sans en dévier. La seconde est chargée de régler les relations de l'être et de ses éléments avec ce qui les entoure; elle modifie, lorsque cela lui est possible sans détruire la vitalité de l'organisme, plusieurs des particularités de structure pour

en acquérir de nouvelles; et, l'hérédité intervenant alors, ces dernières sont transportées aux descendants en sus, en complément, de celles qui existaient déjà.

L'hérédité et l'adaptation se complètent donc dans la série des générations, alors qu'elles luttent l'une contre l'autre dans chaque individu pris à part. Tout être vivant est soumis à ces deux forces, présente en lui-même ces deux principes. Il possède une structure et des fonctions qui lui sont transmises par l'hérédité, et qui représentent la somme des adaptations individuelles de tous ses ancêtres. L'hérédité ne consiste pas seulement en cette transmission; elle exerce son influence durant la vie entière, et conserve cette structure telle qu'elle l'a donnée; elle lutte par suite avec l'adaptation individuelle de l'être, qui nécessite parfois des modifications à cette structure, et qui les accomplit si elles sont possibles. L'hérédité, maintenant toujours son action, transporte alors aux descendants de cet être l'adaptation ancestrale accrue de l'adaptation individuelle récente; et les choses se continuent ainsi de génération en génération, s'accumulant sans cesse les unes les autres; cela depuis l'origine de la vie.

Il est donc de notion assez nette que l'évolution généalogique est le résultat de l'action combinée des deux forces vitales, l'hérédité et l'adaptation. L'existence de ces deux forces est hors de doute; l'observation la confirme tous les jours. L'existence de l'évolution est également indiscutable; non seulement on la déduit *a priori* des notions d'adaptation et d'hérédité, mais encore on constate matériellement des traces de sa réalité dans l'embryologie, dans la paléontologie et dans l'anatomie comparée. Il est donc aisé de comprendre comment l'évolution se fait, par la seule mise en jeu de ces forces constamment exercées, et de manières inégales, au travers de l'immense série des générations qui se sont succédé et se succèdent sur le globe. Il est en revanche beaucoup plus difficile de connaître par quels moyens s'effectuent l'adaptation et l'hérédité, de concevoir comment les êtres se modifient, et comment ils transmettent toutes leurs

propriétés à leurs descendants. Ces études sont fort délicates et très ardues, et celles relatives à l'adaptation se lient à celles qui touchent à l'hérédité; il est en effet nécessaire de discerner les adaptations individuelles, de les distinguer dans l'être de celles qui font partie de l'adaptation ancestrale, et de voir comment, dans quelle mesure, l'hérédité les reporte aux descendants. Les observations directes sont, en pareille matière, d'une très grande difficulté, et rarement possibles; et comme elles sont seules capables de donner des résultats précis, on comprend fort bien qu'il soit nécessaire de se tenir encore dans une grande réserve à cet égard. Les conceptions *a priori*, déduites des comparaisons faites, entre plusieurs types voisins, au sujet de quelques organes dont le rôle est connu, ont cependant permis de devancer les observations directes, et de comprendre comment les forces vitales exercent leur influence. C'est ainsi que Lamarck a pu montrer l'action de l'habitude et celle de la désuétude, que Darwin et Wallace ont pu dénoter également celle de la sélection.

Il ne faudrait pas croire, contrairement à l'avis de plusieurs naturalistes modernes, que les forces vitales ne se manifestent que par un seul procédé; ainsi Wallace admet que la sélection est à peu de chose près l'unique moyen par lequel l'évolution généalogique s'effectue; d'autres rejettent la sélection et mettent en lumière le rôle de l'habitude; plusieurs admettent que les transformations sont dues pour la plupart à des changements tératologiques accueillis et transmis par l'hérédité. A en juger avec impartialité d'après les faits acquis, il semble que ces opinions sont trop exclusives. L'adaptation s'effectue, dans son ensemble, par plusieurs moyens, tantôt séparés et tantôt réunis; il faut même reconnaître que tous les procédés, dont la réalité est aujourd'hui connue, à savoir la sélection, et l'habitude avec la désuétude, sont insuffisants pour expliquer tous les phénomènes évolutifs. Ils permettent de comprendre des faits relatifs à des atrophies d'organes, à des développements en taille, à des productions



d'appendices externes, à des particularités de mimétisme; mais ils sont incapables à faire concevoir comment la structure entière d'un être tel qu'un Vertébré, qu'un Insecte, ou qu'un Mollusque, s'est façonnée aux dépens de l'organisme élémentaire des premiers animaux pluricellulaires. Ils sont impuissants pour démontrer comment un tube digestif complexe, un système nerveux, des masses musculaires, se sont ébauchés peu à peu pour concourir en harmonie à assurer les mêmes fonctions vitales. Il existe certainement autre chose, qui joue le principal rôle, et qu'il faut chercher sans doute, avec Herbert Spencer et Semper, dans l'action directe des milieux. Des observations directes et patientes permettront seules de résoudre cette difficulté.

*Adaptation.* — *L'adaptation est la propriété que possède tout être vivant de disposer, dans la mesure du possible, son organisme en rapport avec l'action que les circonstances environnantes exercent sur lui, et d'acquérir ainsi des qualités nouvelles.* — Cette définition diffère quelque peu de celle qu'on a l'habitude d'accepter, et qui est d'une portée plus restreinte; cette dernière a comme unique objet d'exprimer la possibilité pour chaque individu de se plier, dans la limite où son organisation s'y prête, à l'influence des milieux extérieurs. En réalité, l'adaptation est un phénomène d'une amplitude plus grande, et correspond à une propriété inhérente à la matière vivante; elle n'a pas seulement pour effet d'introduire dans l'organisme quelques modifications superficielles, mais l'organisme tout entier, avec sa structure plus ou moins complexe, est un résultat de son action. Cette structure est due à l'adaptation ancestrale, à toutes les adaptations individuelles des ancêtres qui sont ajoutées les unes aux autres et transmises par hérédité; elle n'est donc pas en dehors de l'adaptation, mais représente un fond acquis à la suite de nombreuses adaptations particulières accumulées. Cette propriété de la matière vivante doit être prise, pour la bien concevoir, dans son sens le plus large, et ne peut se

restreindre au fait de la production de quelques changements secondaires déterminés par l'influence des milieux.

L'adaptation ainsi conçue se laisse aisément diviser, comme on l'a vu plus haut, et pour chaque individu, en deux parts. D'un côté est l'*adaptation ancestrale*, ou la somme de toutes les modifications transmissibles par l'hérédité qu'ont subies les ancêtres de cet individu, et que l'hérédité lui reporte. Cette première part a donc pour effet de donner à l'individu la structure qu'il possède; non pas de la donner à elle seule, car l'hérédité entre également en jeu, mais d'être à cet égard la cause première, car si elle n'existait pas, l'hérédité n'aurait rien à transmettre. D'un autre côté est l'*adaptation individuelle*, qui s'exerce sur cette structure ainsi acquise, et a pour but de la modifier afin de la lier plus étroitement à l'influence des circonstances environnantes. C'est l'adaptation individuelle que les auteurs désignent d'ordinaire sous le nom d'adaptation.

On a l'habitude de confondre, dans le mot *adaptation*, deux choses distinctes et séparables, à savoir la cause et le résultat. D'une part est la propriété même de la substance vivante, la force adaptative, qui permet à l'organisme de présenter de tels phénomènes; d'autre part est l'effet de cette propriété, la modification introduite dans l'organisme, et qui porte également le nom d'adaptation. Il est certainement utile d'opérer cette distinction, et de l'avoir sans cesse présente à l'esprit. Son utilité est cependant restreinte dans la pratique, lorsqu'il s'agit de décrire ces changements. Nous ne trouvons en effet que les résultats, que les modifications; ils sont les seuls phénomènes qui tombent sous nos sens. Il nous est bien permis, en nous basant sur leur présence, de conclure à l'existence d'une force adaptative, d'une propriété de la matière vivante à présenter des phénomènes adaptatifs; mais c'est là tout. Aussi, tout en décrivant l'adaptation comme une force vitale, a-t-on surtout ses résultats en vue, comme il en est du reste pour les forces physiques, telles que la pesanteur par exemple; leurs effets seuls sont connus, et

de leur réalité, de leurs diverses manières d'être, on conclut à l'existence et au mode d'action de la force. Il en est de même pour l'adaptation et pour l'hérédité.

Les principaux des procédés connus par lesquels l'adaptation se manifeste et se conserve, sont la sélection et l'usage ; la présence du premier d'entre eux a été signalée par Darwin et par Wallace ; celle du second par Lamarck d'abord, ensuite par plusieurs des naturalistes américains actuels, tels que Cope, qui ont fondé l'école des néo-lamarckiens. Il est nécessaire de remarquer, conformément aux indications données plus haut, que les preuves de la réalité de ces procédés ne proviennent pas de l'observation directe ; elles sont basées sur des comparaisons d'organes et de fonctions entre divers êtres ; tout en étant indiscutables, elles ne portent point sur des faits matériels seuls, mais découlent d'inductions tirées de la comparaison de certains faits matériels. Cette réserve est nécessaire à poser tout d'abord, car plusieurs auteurs attribuent à l'un ou à l'autre de ces moyens une généralité, une importance exclusive, qu'il convient de ne point accepter ; car la certitude qui vient de l'induction est forcément restreinte, et en rapport avec le nombre ou la valeur des données sur lesquelles celle-ci s'appuie. Dans le cas présent, les faits acquis, et les notions qui découlent de leur comparaison, autorisent à admettre l'existence de ces procédés, à préciser leur action dans certains cas, mais non d'aller plus loin.

La sélection n'est autre chose, comme l'a fort heureusement résumé Herbert Spencer, que la *survivance du plus apte*. Tous les représentants d'une même espèce ne sont point rigoureusement égaux ; les uns sont plus forts, et les autres plus chétifs ; les premiers ont par suite plus de chances pour vivre longtemps et pour se reproduire ; ce phénomène se continuant dans la série des générations, les individus forts sont seuls conservés, et les autres éliminés. C'est là un fait d'observation courante. D'autre part, Darwin, examinant les procédés par lesquels les éleveurs créent des races, en

choisissant pour la reproduction les individus possesseurs d'une conformation avantageuse, et continuant ainsi pendant plusieurs générations, compara ce nouveau fait au précédent. Il en conclut qu'une telle sélection, artificiellement déterminée par les éleveurs pour les êtres domestiques, existe aussi dans la nature, et par la force des choses. Si, parmi les représentants d'une espèce, certains viennent à acquérir une disposition qui leur permette d'être mieux adaptés aux circonstances environnantes, ces individus auront plus de chances que les autres non modifiés pour bien assurer les diverses conditions de leur vie ; leur progéniture sera plus nombreuse et plus forte. L'hérédité, en intervenant, transmet cette disposition avantageuse à tout ou partie des descendants ; le même phénomène se manifeste chez ces derniers ; et peu à peu, par une élimination de plus en plus grande des êtres restés indifférents à cet égard, la disposition est conservée. Après quoi, le fait recommence pour une autre modification.

A cette première notion, Darwin en joint une autre, qui l'explique et la fait aisément accepter. Les individus ayant mêmes habitudes sont, par cela seul, des concurrents. Ceux qui appartiennent à la même espèce ont même alimentation, même manière de vivre ; les plus forts d'entre eux, qui sont pourvus de dispositions favorables, sont les plus avantagés dans cette concurrence. Et l'élimination des plus faibles s'effectue non seulement parce que la progéniture des mieux adaptés est plus nombreuse, et pourvue d'aptitudes supérieures, mais encore par ce fait qu'ils sont constamment gênés par les forts dans toutes les manifestations de leur vie. Darwin désigne ce phénomène par l'expression de *lutte pour la vie* ; le terme de *concurrence vitale*, de compétition, conviendrait mieux, car il ne s'agit point en cela d'une lutte active, mais bien d'une concurrence passive, nécessitée par le cours habituel des circonstances.

Quoi qu'il en soit, les individus les plus aptes, les mieux adaptés, survivent seuls. Cette *sélection*, ce choix passif des

plus aptes, est donc un des procédés par lesquels l'adaptation se transmet. Mais, on le voit, elle n'explique pas du tout comment l'adaptation se produit, par quels moyens apparaissent ces modifications avantageuses. Les naturalistes qui accordent à la sélection la prééminence dans les causes de l'évolution, paraissent croire, sans trop insister à ce sujet, que ces modifications sont accidentelles; et comme elles sont très minimales dans chaque individu, comme elles s'ajoutent les unes aux autres dans la série infinie des générations, comme elles se disposent dans une certaine harmonie avec l'action des milieux extérieurs, elles aboutiraient, en s'accumulant, à donner les organisations plus ou moins complexes des êtres. Il est impossible d'accepter une telle conclusion; toutes les fois où l'observation directe permet de constater des différences entre les descendants d'un même individu ou d'individus très proches, on constate que ces différences s'établissent entre des dispositions liées aux qualités des milieux extérieurs, et concordent avec des dissemblances parallèles qui existent entre ces milieux. En somme, ces dispositions correspondent à autant d'adaptations individuelles placées sous une dépendance étroite par rapport aux circonstances environnantes; et, autant qu'il est permis de conclure d'après cette comparaison, ces adaptations sont déterminées par ces circonstances, et nullement accidentelles.

La sélection, réduite à elle-même, ne permet donc pas de concevoir comment l'adaptation se produit; elle n'est qu'un moyen de conserver des adaptations avantageuses, par l'élimination des individus qui ne les possèdent pas, et par la survivance de ceux qui les présentent. Il ne faut donc pas lui accorder, contrairement à l'avis de Darwin, et surtout à celui de Wallace, la plus grande importance parmi les causes de l'évolution. L'une de ces causes, et la première, est l'adaptation, que la sélection ne touche en rien. En revanche, la notion de l'usage ou de l'habitude, et celle de la désuétude, dont le principe est dû à Lamarck, permettent d'expliquer certains phénomènes adaptatifs.

Le terme *usage*, ou celui d'*habitude*, expriment déjà avec une assez grande netteté leur propre signification dans ce cas particulier. Il est d'observation courante qu'un organe fonctionnant sans cesse, constamment employé dans un but donné, se développe un peu plus qu'il ne devrait le faire dans les conditions normales. Si un individu, ainsi possesseur d'un organe accru, produit des descendants, ceux-ci, dès leur jeune âge, seront en possession d'une disposition que leur générateur n'avait acquise que peu à peu ; si le même fait se manifeste chez eux, l'organe deviendra plus volumineux encore, et ainsi de suite. En partant d'une pareille donnée, et généralisant, Lamarck avait conclu que l'usage constant est le principal procédé par lequel l'adaptation s'effectue, l'augmentation en complexité marchant de pair avec l'accroissement en taille. D'autre part, un organe non employé décroît par la raison inverse, diminue peu à peu, s'atrophie, et finalement disparaît ; c'est là l'effet de la *désuétude*, qui est une application de la loi d'économie propre à tous les êtres vivants.

Ainsi présentée, la notion de l'usage ne pouvait guère expliquer tous les phénomènes de l'adaptation ; elle permet bien d'en comprendre quelques-uns, mais ceux-ci sont relativement très secondaires. Les études de Cope et de plusieurs de ses élèves lui ont donné récemment une importance plus grande ; ces naturalistes ont remarqué que certains organes, les membres des Vertébrés par exemple, ont une structure telle que leur accroissement par l'usage est la seule manière de la concevoir. Ainsi Cope montre que la réduction croissante du nombre des doigts, dans la série des Mammifères ongulés, est en rapport avec l'usage, constamment exercé, de ces doigts comme supports du corps et comme appareils locomoteurs ; le poids du corps et la tension musculaire se portant de préférence sur le doigt médian ou, suivant le cas, sur les deux doigts médians, ceux-là seuls se sont accrus et les autres ont diminué d'importance. Il en est de même pour les diverses formes de dents ; suivant le mode

d'alimentation, diverses parties de ces appendices se sont accrues et modifiées par leur usage constant, les autres restant inactives, ou même disparaissant.

Quant à la désuétude, un organe, n'étant point employé, s'atrophie à la suite de son non-usage. Il en est ainsi, par exemple, pour les yeux de certains animaux vivant dans les cavernes. Leurs similaires du dehors possèdent des appareils visuels bien formés, alors qu'eux n'en ont point, ou n'en ont que de très petits. Cet effet négatif de la désuétude paraît indiscutable; du moment où un organe n'est pas employé, il utilise de moins en moins les matériaux de nutrition qui lui sont envoyés; il se réduit par suite, la diminution prenant plus d'importance à chaque génération. L'action de la désuétude est, comme on l'a vu plus haut, une des conséquences de la loi d'économie, dont la réalité, déjà établie par les naturalistes de la première moitié du siècle, paraît démontrée.

Mais si la désuétude exerce vraiment une influence, il est difficile de conclure avec une certitude équivalente pour ce qui tient aux effets de l'habitude. Un fait certain est que l'usage développe l'organe; mais aucune observation directe ne dénote sûrement qu'un tel accroissement soit transmis par l'hérédité, en augmentant de génération en génération, et s'accompagnant de modifications complexes. Les phénomènes signalés par les naturalistes américains ne peuvent apporter aucun éclaircissement en cela, car ils s'appliquent à des résultats explicables par d'autres causes que l'usage; il est, en effet, possible de concevoir la structure du pied des Mammifères ongulés, celle des dents des mêmes animaux, celle des nageoires des poissons, par le seul recours de la sélection. Du moment où il est permis de donner plusieurs causes à un même phénomène, il est nécessaire de se tenir sur la réserve jusqu'au moment où de nouvelles considérations permettront de se décider en faveur de l'une d'elles. Toutes les dissertations sur un tel sujet ne peuvent que ramener au point de départ, à l'incertitude première.

Cette discussion conduit à ce résultat que l'usage et la désuétude semblent être, le premier moins que celle-ci, deux des moyens par lesquels se produisent des modifications adaptatives. Mais il paraît aussi que l'importance de ces moyens est fort restreinte, et ne dépasse pas certaines limites. Les véritables procédés de l'adaptation sont ignorés encore; plusieurs auteurs pensent les trouver dans l'action des milieux extérieurs, ou dans des causes accidentelles produisant des modifications transmissibles, ou dans une sorte d'impulsion interne donnant à l'organisme telle ou telle forme. Il est impossible à la science actuelle de se prononcer; chacune de ces assertions est appuyée sur une certaine quantité de faits, mais ces derniers sont trop peu nombreux pour conclure du particulier au général. On constate les résultats de l'adaptation, on en déduit sa réalité; mais là se bornent nos connaissances.

*Hérédité. — L'hérédité est la propriété que possède tout être vivant de transmettre à ses descendants, dans les circonstances normales, les qualités de forme et de fonctions qu'il présente lui-même, et de conserver celles qu'il a. — Cette propriété est, comme l'adaptation, inhérente à la matière vivante, et se transmet comme elle de générateur à descendant; elle a pour objet de faire bénéficier ce dernier de toutes les particularités possédées par le générateur, et dépendant de l'adaptation ancestrale ou de son adaptation individuelle.*

De même encore, l'expression « hérédité » sert à désigner deux choses distinctes : d'une part, la cause, c'est-à-dire la force héréditaire même; et d'autre part, l'effet, les résultats dus à cette force et qui, seuls, sont accessibles à nos sens. On ne parvient à concevoir la cause que d'après les effets produits par elle, et c'est seulement au moyen de ces derniers qu'on s'élève à la notion de l'hérédité considérée comme propriété vitale.

Pas plus que l'adaptation, l'hérédité n'est connue dans



son essence, dans sa manière d'être. En revanche, il est possible de comprendre, dans une certaine mesure et en partie, comment elle se transmet d'un individu à l'autre, et comment elle joue son rôle.

Le fait est relativement aisé pour ce qui est des Protozoaires, des animaux unicellulaires. L'organisme de ces êtres se réduit à une seule cellule ; les différenciations offertes par cet élément s'étendent d'ordinaire à la cellule entière, et non à une seule de ses régions ; les fonctions vitales sont également d'une simplicité extrême. Aussi, lorsqu'un individu vient à se diviser en deux ou en plusieurs segments, qui se convertissent en autant de descendants, chacun de ces derniers renferme en lui-même une partie de toutes les dispositions essentielles de son générateur. Il ne lui reste guère, pour devenir identique à celui-ci, qu'à grandir en modifiant son aspect extérieur, et gagnant des appareils de relation lorsqu'il en existe ; les particularités de forme et de fonction possédées par le générateur étant peu nombreuses et peu complexes, leur transmission aux descendants est ainsi facile à concevoir.

Les faits se présentent d'une autre façon chez les Méta-zoaires ou animaux pluricellulaires. La reproduction de ces êtres s'effectue de diverses manières ; mais le procédé primordial, essentiel, qui se manifeste toujours, est la fécondation ; même dans les cas de parthénogénèse et de générations asexuées, la fécondation se présente de temps en temps, à des intervalles assez rapprochés, et c'est elle, par suite, qui possède la prééminence. Or, dans ce mode reproducteur, et pour des animaux aussi complexes que des Vertébrés, des Mollusques, des Arthropodes, etc., deux cellules, l'ovule et le spermatozoïde, amassent en elles-mêmes tout le pouvoir héréditaire, c'est-à-dire la propriété de former, après leur union, un organisme semblable à celui de l'individu qui leur a donné naissance. Alors que les autres cellules du corps du générateur sont incapables de jouer un pareil rôle, les éléments sexuels contiennent une énorme puissance géné-

tique, qui leur donne, malgré leur extrême simplicité, la capacité de façonner un descendant.

Ce phénomène est un des plus remarquables parmi ceux que présentent les êtres vivants, et il faut bien reconnaître qu'on n'est pas encore très avancé dans l'explication qu'il convient d'en donner. La nature même de la force héréditaire étant mise à part dans cet examen, car on n'a sur elle aucune notion, trois questions se posent au sujet des Métazoaires. La première touche à la condensation, dans les éléments sexuels, de ce pouvoir considérable, de cette force héréditaire qui leur permet d'engendrer, dans les circonstances normales, un organisme semblable à celui de leur générateur. La seconde tient au moyen suivant lequel la force héréditaire se transmet intacte, de générateur à descendant, dans toutes les générations successives. Enfin, la troisième porte sur la quantité et la qualité des particularités ainsi transmises; étant donné un générateur pourvu d'un certain nombre de dispositions propres, dépendant de l'adaptation individuelle et ajoutées à l'adaptation ancestrale, il s'agit de savoir lesquelles, parmi ces dispositions et dans les conditions normales, sont reportées à ses descendants. Les réponses à ces trois questions sont encore bien incomplètes.

Il est permis d'avoir sur la première quelques indications, toutes subjectives et ne découlant point par suite de l'observation directe, en se basant sur l'évolution généalogique. L'évolution généalogique a procédé du simple au complexe; partant, les premiers Métazoaires étaient des animaux fort peu élevés. En se reportant à l'évolution embryonnaire, on constate que les premières phases du développement, consécutives à l'état unicellulaire de l'oospore, se résument dans la forme dite *morule*; il est donc permis de concevoir les premiers Métazoaires comme semblables à des morules. Les cellules des morules primordiales étaient sans doute identiques; mais la loi de Milne Edwards, ou de la division du

travail physiologique, s'exerçant sur elles, plusieurs de ces cellules sont chargées de fonctions végétatives, et les autres des fonctions reproductrices ; la probabilité en faveur de cette induction est d'autant plus grande que les Volvocinées actuelles offrent des phénomènes comparables. Les cellules reproductrices sont devenues des éléments sexuels, en se disposant suivant leurs fonctions, et cet état a été conservé depuis sans changement. Les autres éléments de l'organisme, doués du rôle végétatif, ont, dans le cours des âges et la série des générations, subi des modifications considérables ; ils ont donné les corps si complexes et si divers des autres Méta-zoaires. Mais les éléments sexuels, produits à la faveur de la loi de la division du travail, n'ont pas varié, et, sauf quelques transformations secondaires, se retrouvent avec le même aspect et les mêmes propriétés chez tous les animaux pluricellulaires.

D'autre part, pour ce qui est du pouvoir génétique si considérable et de la puissance héréditaire condensés dans ces éléments sexuels, les mêmes inductions donnent encore quelques explications probables. Il convient tout d'abord de reconnaître, à titre de notion préalable, que le pouvoir génétique, c'est-à-dire la capacité de multiplication cellulaire, n'est point particulier aux éléments sexuels ; elle existe dans toutes les cellules du corps, et à un degré d'autant plus grand que ces dernières sont moins différenciées, et que ce corps est moins avancé dans son développement. Ainsi les cellules épithéliales et conjonctives d'un organisme adulte sont capables de se scinder et d'en produire de nouvelles ; c'est ainsi, du reste, que s'effectue le remplacement des éléments détruits par les actions vitales. Chez les embryons, alors que les tissus sont jeunes et non encore modifiés, leurs cellules sont douées d'un pouvoir multiplicateur plus considérable ; cette puissance augmente encore pour celles des feuilletts blastodermiques, qui sont chargées de fournir tous les éléments de l'économie ; elle atteint enfin sa culmination dans les blastomères qui proviennent de l'oospore.

Cette conclusion s'impose, en résumant tout le raisonnement qui s'opère alors dans l'esprit, que le pouvoir génétique de l'oospore ne lui est pas spécial, mais doit être considéré comme une exagération de la faculté de multiplication propre à chaque cellule. Cette faculté est à son comble dans l'oospore ; celle-ci la reporte aux blastomères issus de sa division, qui la transmettent aux éléments des feuilletts blastodermiques, et ainsi de suite ; ce pouvoir diminue à mesure qu'il s'éparpille dans un plus grand nombre de cellules, mais n'en existe pas moins.

La même notion préalable doit être prise pour ce qui touche à l'hérédité ; en effet, non seulement l'oospore possède une grande puissance de multiplication, mais l'organisme pluricellulaire qu'elle produit par cette multiplication est semblable à ceux dont proviennent les éléments sexuels, et les organismes de ces générateurs sont souvent très complexes. Or, de même que pour le pouvoir génétique, cette énorme capacité héréditaire n'est pas spéciale à ces éléments sexuels, mais n'est autre qu'une exagération du pouvoir héréditaire propre à chaque cellule. Comme chez les Protozoaires, auxquels elles correspondent dans leur essence, les cellules du corps des Métazoaires produisent, dans la règle et en se multipliant, des éléments semblables à elles. Ainsi, chez l'adulte, les cellules épithéliales donnent d'autres cellules épithéliales, les globules de lymphe donnent d'autres globules de lymphe, et ainsi de suite ; il existe en ces éléments un pouvoir héréditaire d'une faible portée. L'amplitude devient plus grande dans les tissus embryonnaires, chez lesquels ce pouvoir est plus étendu ; un de ces derniers engendre plusieurs agrégats cellulaires quelque peu différents les uns des autres, et il possède héréditairement la faculté de les fournir d'une certaine manière et dans une certaine situation. La force héréditaire est encore plus considérable dans les feuilletts blastodermiques, qui produisent plusieurs sortes de tissus, disposés pour chaque embryon d'une façon rigoureusement déterminée par l'hérédité ; elle atteint enfin le comble

dans les blastomères qui proviennent directement de l'oospore, et qui donnent les feuillets blastodermiques. La puissance héréditaire n'est donc pas particulière aux éléments sexuels, car elle appartient à toutes les cellules de l'organisme ; mais elle parvient chez eux à une hauteur qui n'existe pas ailleurs.

La faculté d'hérédité va donc de pair avec le pouvoir génétique ; tous deux atteignent leur culmination dans l'oospore, c'est-à-dire dans le corps qui résulte de l'union des éléments sexuels, et tous deux diminuent à mesure que l'oospore les transmet directement, et en les amoindrissant, aux cellules qui proviennent d'elle.

L'oospore contient toute la capacité génétique, rigoureusement dirigée par l'hérédité, qui sert à produire les cellules de l'être, avec leur forme et leur situation réciproque. Cette capacité et cette force d'hérédité sont transmises par ce protoplasme ovulaire préexistant à celui qui naît de la nutrition ; seulement elles s'atténuent à mesure qu'elles s'appliquent, dans les circonstances normales, à un plus grand nombre de cellules.

En partant de ces deux notions préalables, qui résultent de la comparaison directe des faits matériels, la position première de la question est changée. Il ne s'agit plus de chercher pour quelle raison les éléments sexuels des Métazoaires possèdent des propriétés particulières, mais bien comment ces éléments sexuels sont parvenus à condenser en eux, et à un tel degré, des facultés qui appartiennent en somme à toutes les cellules. Ces éléments ne sont pas isolés et distincts des autres ; ils sont semblables à ces derniers dans le fond des choses, et ne diffèrent d'eux que par une capacité plus grande pour ce qui touche le pouvoir génétique et la force d'hérédité.

De plus, l'accumulation du pouvoir génétique résulte de celle de la force héréditaire. C'est en effet l'hérédité qui permet à l'oospore d'un Métazoaire quelconque de se segmenter pour produire un certain nombre de cellules, tout comme elle lui

permet de modifier ces cellules, et de les disposer suivant un plan déterminé, semblable à celui que présente le générateur. La question revient alors à chercher comment les éléments sexuels arrivent à amasser dans leur substance une telle puissance d'hérédité qu'ils sont capables, après leur rajeunissement par la fécondation, de se prêter à une quantité considérable de segmentations allant jusqu'à un chiffre déterminé dans sa moyenne, et de différenciations effectuées d'après une marche précise:

Les inductions tirées de la donnée d'évolution généalogique permettent d'arriver à une explication probable de ce phénomène. Il est permis de concevoir les Métazoaires primordiaux comme semblables à des morules. Du moment où, dans ces morules, les cellules reproductrices, les éléments sexuels, se sont distingués des autres par leurs fonctions, leur segmentation a eu pour effet de reproduire directement, et par le fait seul de la scission, d'autres morules identiques à celles dont elles proviennent. D'autre part, les adaptations individuelles, dont la somme donne l'adaptation ancestrale, et qui aboutissent aux structures des Métazoaires les plus élevés, sont des plus minimales; leur accumulation seule, durant la série immense des générations qui se sont succédé dans le temps, a donné les résultats que nous constatons aujourd'hui. Chacune de ces adaptations individuelles, lorsqu'elle se produisait dans les morules primitives, exerçait une influence sur les cellules reproductrices, qui la faisait reporter aux descendants; chacune de ces adaptations comportait une *capacité héréditaire* équivalente, c'est-à-dire un surcroît de force d'hérédité qui s'ajoutait à celle déjà possédée par la cellule reproductrice. Toutes les adaptations individuelles s'adjoignant les unes aux autres durant le cours des âges, leurs capacités héréditaires connexes s'adjoignaient également dans les éléments sexuels, pour aboutir à l'adaptation ancestrale de chaque Métazoaire actuel, cause de sa structure complexe, et à la force héréditaire de ses éléments reproducteurs, qui leur permet de reporter en-

tièrement et dans son intégrité cette structure complexe aux descendants.

Il faut prendre cet essai d'explication, non pour un fait certain, formant une base solide à d'autres raisonnements, mais pour une simple induction à laquelle plusieurs phénomènes donnent une certaine probabilité. Les mêmes restrictions doivent être appliquées du reste à toutes les notions exposées dans le présent chapitre, qui ne sont point du ressort de la constatation directe, et qui n'ont pas de certitude matérielle; le sentiment que nous avons d'elles et de leur réalité résulte du raisonnement seul, en comparant les faits entre eux, et généralisant les données fournies par cette comparaison. Il est cependant utile de se livrer à de pareils essais de synthèse, bien qu'ils soient entièrement subjectifs; ils ont en effet l'avantage de grouper, suivant leur valeur, un nombre considérable de faits constatés, de les disposer d'après leur ordre d'importance, et de permettre, par ce moyen, de concevoir d'une manière assez approchée leur origine et leur raison d'être.

Les considérations exposées plus haut sur l'accumulation de la force d'hérédité dans les éléments sexuels supposent, comme certaine, la transmission aux descendants des changements effectués par l'adaptation individuelle dans l'organisme des générateurs. Cette question prête cependant à des discussions nombreuses, et n'est pas encore résolue; un certain nombre d'auteurs, Weissmann entre autres, se refusent à admettre un pareil report. Il existe cependant, si l'on prend la moyenne des faits. Ces phénomènes seront du reste examinés avec plus de détails dans les pages suivantes, car ils rentrent dans la troisième catégorie des demandes posées dans l'étude de l'hérédité.

Une seconde série de considérations doit être examinée; elle porte sur les procédés employés par l'organisme des Métazoaires pour transmettre intacte, de générateur à descendant, la force d'hérédité dont il est pourvu. Étant donné

un générateur, celui-ci produit des éléments sexuels qui contiennent toute la puissance mentionnée ci-dessus ; ces éléments, après le rajeunissement qui suit la fécondation, donnent un descendant aussi complexe que son générateur ; ce descendant agit de même à son tour, et engendre des éléments sexuels doués d'une puissance égale à celle des précédents. Les phénomènes continuent ainsi à s'effectuer dans la série des générations, le pouvoir d'hérédité étant maintenu dans son intégrité ; et non seulement il est ainsi maintenu, mais encore il s'accroît des capacités héréditaires qui correspondent aux adaptations individuelles, lorsqu'il existe de ces dernières. Il s'agit donc de concevoir par quelle cause les éléments sexuels, étant donnée la force d'hérédité qui s'est accumulée en eux, sont capables de se reporter cette force les uns aux autres dans la série des générations, sans l'amoinrir, et de façonner constamment, après leur fécondation, des organismes semblables à ceux de leurs générateurs.

Weissmann a émis sur ce sujet une hypothèse, déjà esquissée dans les chapitres précédents de cet ouvrage, et qu'il convient ici de préciser ; cette hypothèse est dite de *la continuité du plasma germinatif*. Cet auteur se base sur une notion exacte, réelle, et dont il a montré le premier toute l'importance : celle de la division du corps des Métazoaires en deux parties, l'une *somatique*, et l'autre *génératrice*. Le corps d'un animal pluricellulaire, quelle que soit sa complexité, se compose de l'union de deux parts, dont l'une est chargée des fonctions de nutrition et de relation, et dont l'autre borne son rôle à assurer la reproduction ; cette dernière est constituée par l'ensemble des spermatozoïdes et des ovules de l'individu. Les éléments sexuels ne sont point semblables en effet aux autres cellules de l'organisme ; ils se détachent du corps, et ce faisant, ils ne meurent pas. Bien au contraire, ceux d'entre eux qui arrivent à se fusionner exaltent par cela même leurs forces vitales, et engendrent un nouvel organisme. Une telle division



de l'être en une partie somatique et une partie génératrice est donc exacte et conforme à la réalité des choses.

Partant de ce fait, Weissmann admet que les deux parties sont indépendantes l'une de l'autre, sous le double rapport de l'accomplissement de leurs fonctions et de la transmission de leurs capacités particulières. Les propriétés des éléments sexuels leur appartiendraient en propre, et ils les transmettraient *directement* aux éléments sexuels de l'organisme qui provient d'eux. Dans la pensée de Weissmann, et pour fixer les idées, les choses se passeraient de la manière suivante : un Métazoaire quelconque se reproduit ; pour ce faire, il détache de son corps sa partie génératrice, c'est-à-dire un certain nombre d'ovules et de spermatozoïdes. Un de ces derniers rencontre un ovule, le féconde, et le convertit en oospore ; celle-ci se segmente, et produit des blastomères. Or, dès la segmentation, plusieurs blastomères sont choisis et mis à part pour produire les ébauches des glandes sexuelles de l'embryon ; ces blastomères, ainsi placés à l'écart des autres qui donnent la partie somatique, reçoivent *directement* de l'oospore le protoplasme qui les constitue ; ce protoplasme, qui se reporte ainsi directement de l'oospore, c'est-à-dire des éléments sexuels du générateur, aux ébauches des glandes sexuelles de l'embryon, c'est-à-dire aux éléments sexuels du descendant, est le *plasma germinatif*. Ce plasma est donc transmis directement, dans la série des générations, de la partie génératrice du générateur à celle de ses descendants, et ainsi de suite ; il est *continu* dans le temps. Du moment où il a commencé d'exister, il n'a cessé de subsister par ses propres moyens, et s'est transmis d'ascendants à descendants en conservant toutes ses propriétés, et restant indépendant de la partie somatique.

Cette hypothèse de Weissmann ne s'accorde pas avec la généralité des faits, et découle seulement de l'examen de quelques cas particuliers, portant sur l'existence d'initiales sexuelles chez certains animaux (voir chap. VII, p. 216). Il est effectivement des Métazoaires dont les ébauches des

glandes sexuelles se montrent, dès la segmentation de l'ovule fécondé, sous la forme d'un petit nombre de cellules qui se distinguent des autres, et restent séparées de ces dernières. Seulement, dans la plupart des cas où leur existence a été constatée, chez les Hirudinées, chez divers Insectes, etc!, leur présence concorde avec l'établissement d'un développement condensé ; il semble donc plutôt qu'il convient d'attribuer la précocité de ces cellules initiales à un déplacement dans le temps, semblable à celui que présentent les autres organes, et non à un phénomène primitif laissé en sa place. Le seul exemple d'initiales sexuelles produites hâtivement dans une embryogénie dilatée est offert par les Choetognathes ; et, à ma connaissance, il n'en est aucun autre dont la réalité soit démontrée.

Par contre, les faits prouvent, ainsi qu'il est dit dans le chapitre sus-visé, que les ébauches des glandes sexuelles, c'est-à-dire les cellules mères des éléments sexuels, naissent aux dépens des tissus de l'embryon, *à la condition essentielle que ces tissus n'aient encore subi aucune différenciation fonctionnelle particulière*. Certaines régions de l'embryon, constituées par des tissus épithéliaux ou conjonctifs, dont les cellules sont composées de protoplasme non modifié, produisent ces ébauches, qui grandissent par leurs propres moyens, et donnent ensuite les éléments reproducteurs. Il n'existe ainsi aucune *continuité directe* de l'oospore jusqu'à ces ébauches, contrairement à l'opinion émise par Weissmann ; il convient donc de ne pas admettre l'hypothèse donnée par cet auteur.

Les faits s'accordent, au contraire, pour démontrer la réalité de la *continuité de la matière vivante dans le temps avec localisation*, pour ce qui est des Métazoaires, *du pouvoir génétique dans les éléments sexuels* ; ce pouvoir étant, on l'a déjà vu dans les pages précédentes, une exaltation d'une propriété commune à toutes les cellules.

La continuité de la matière vivante dans le temps est aisée à prouver. Un descendant est toujours formé par une par-

celle extraite de l'organisme de son générateur, et développée jusqu'à devenir un nouvel organisme complet, semblable au précédent. Ce descendant agit de même vis-à-vis des individus qui proviennent de lui ; il détache de sa substance des germes destinés à les engendrer. Cette continuité existe bien en réalité ; seulement elle est *complète* chez les Protozoaires dans les conditions normales, et *incomplète* chez les Métazoaires. Elle est complète chez les premiers, car toute la substance du générateur est employée à produire celle des descendants. Elle est incomplète dans le cas des seconds, car les éléments sexuels qui parviennent à s'unir dans la fécondation conservent seuls leurs propriétés vitales, les autres se détruisant avec la partie somatique ; la continuité existe encore, mais elle est incomplète, car elle s'exerce sur une partie du générateur et non sur son corps entier. Elle est, en outre, constamment incomplète, car elle présente les mêmes phénomènes dans toutes les générations.

Ces données, basées sur les faits de continuité complète ou incomplète, répondent à celles de la vie et de la mort exposées par Weissmann. Elles forment une adaptation nouvelle de ces idées, qui leur permettent de rentrer dans la notion générale de la *continuité de la matière vivante dans le temps*. Cette dernière doit sans cesse être présente à l'esprit toutes les fois où l'on raisonne sur les phénomènes de la vie ; elle permet de concevoir, dans leur ensemble, les causes de la transmission des propriétés vitales, depuis le moment où elles ont apparu, et dans la série des générations ; la matière vivante étant continue dans le temps depuis son origine, ses propriétés se reportent ainsi des individus générateurs aux individus engendrés. Mais il faut bien reconnaître que cette transmission n'est ainsi expliquée que d'une manière très générale ; il est nécessaire, si possible, de préciser davantage, et de pénétrer plus avant dans les détails.

Les seules considérations plus complètes qu'il soit permis d'émettre à cet égard, sont déjà indiquées en partie dans le chapitre consacré au développement des glandes sexuelles

(p. 216). Étant donnée une oospore quelconque, c'est-à-dire un ovule fécondé par un spermatozoïde, cette oospore possède un pouvoir génétique considérable qu'elle tient de l'hérédité; elle le remet, comme il est dit plus haut, à tous les éléments qui proviennent d'elle. Cette capacité s'amointrit à mesure qu'elle se répand davantage, sauf dans certaines cellules qui donneront naissance aux ovules et aux spermatozoïdes du descendant. Ces cellules ne dérivent point directement de l'oospore, contrairement à l'opinion de Weissmann; elles sont choisies, et d'ordinaire à une période déjà assez avancée du développement, parmi les éléments qui constituent l'embryon; ce choix s'opère d'habitude à une époque où les feuillets blastodermiques produisent les ébauches des principaux appareils, et dans une région déterminée de l'organisme. Les cellules distinguées par cette élection ne perdent point leur puissance génétique, bien qu'elles se multiplient souvent à l'excès; elles la conservent en elles-mêmes, et, lorsque les circonstances leur permettent d'être intéressées dans une fécondation normale, cette puissance se retrouve intacte, capable de déterminer la formation d'un nouvel individu complet.

Le choix des cellules sexuelles dans l'organisme embryonnaire ne porte pas seulement sur la substance plasmique qui les constitue, mais encore sur leurs propriétés. Ces cellules accumulent en elles-mêmes une capacité héréditaire considérable, contrairement à ce qu'il en est pour les autres éléments du corps, dont le pouvoir, à cet égard, est assez restreint. On a essayé d'expliquer de diverses manières une telle accumulation, qui permet à l'ovule fécondé d'engendrer un être semblable à celui qui lui a donné naissance, sans parvenir à satisfaire l'esprit. Darwin, reprenant une idée déjà ancienne due à Buffon et à Maupertuis, admet que de toutes les régions du corps du générateur partent des particules très petites, qui se rendent dans les éléments sexuels et s'y rassemblent; ces derniers, contenant ainsi des parcelles de tous les appareils de l'économie, les reproduisent

aisément. Cette théorie, dite de la *pangenèse*, est tout entière hypothétique ; aucun fait ne démontre la réalité de telles particules. La même appréciation doit être donnée sur un autre essai explicatif, dû à E. Hæckel ; cette nouvelle théorie est semblable dans son essence à celle proposée par Darwin ; la principale des différences porte sur la substitution de mouvements vibratoires aux parcelles très petites.

Il est donc impossible d'avoir de ces phénomènes une conception nette, basée sur des faits matériels ; mais il semble que les essais d'explication doivent plutôt consister en des inductions semblables à celles déjà données précédemment. En se basant sur l'état fort peu complexe des Métazoaires primordiaux, la notion de l'évolution généalogique et la loi de Milne Edwards, ou du perfectionnement par la division du travail, permettent d'arriver à des considérations plus précises. Le composé dérive du simple par la différenciation de plus en plus grande de ses parties ; les organismes si élevés en structure de la plupart des animaux pluricellulaires ne font qu'appliquer, à une disposition plus compliquée, les phénomènes présentés par leurs ancêtres moins complexes ; c'est donc, en somme, à ces derniers qu'il convient de recourir, et c'est d'eux qu'il faut partir pour arriver à un résultat.

On retrouve encore ici la notion de la *capacité héréditaire* signalée dans les pages précédentes, du retentissement sur les cellules sexuelles de chaque adaptation individuelle présentée par le reste du corps. Les éléments sexuels des Métazoaires primordiaux, qui étaient semblables à des morules, avaient relativement peu à faire pour reproduire, après la fécondation, un nouvel organisme ; les cellules qui composaient ces êtres par leur union étaient identiques les unes aux autres, et la segmentation de leurs oospores donnait par sa seule action un individu complet. A mesure que les adaptations individuelles modifiaient, au cours des générations successives, le corps de ces animaux primitifs, des capacités héréditaires correspondantes s'accumulaient dans les cellules sexuelles ; chacune de ces capacités ayant pour effet de per-

mettre à l'élément qui la possède de reproduire l'adaptation corrélative. De même que les adaptations individuelles, très minimes lorsqu'elles sont prises séparément, se sont ajoutées les unes aux autres pour donner la complexe adaptation ancestrale de chaque être, de même les capacités héréditaires, très minimes également, se sont accumulées peu à peu pour aboutir aux résultats que nous constatons aujourd'hui.

Ces résultats sont certainement des plus remarquables ; car par eux, une simple cellule, par exemple un ovule fécondé de Mammifère, est capable d'engendrer un organisme des plus élevés. Il faut concevoir que ces résultats sont les derniers venus d'une longue série de phénomènes qui s'ajoutaient les uns aux autres, s'additionnaient sans cesse ; leur ensemble est la somme d'un nombre immense de minimes modifications particulières ; la quantité des propriétés héréditaires mises en jeu s'est considérablement accrue, mais leur qualité n'a pas changé. En descendant jusqu'à la base même de tous ces faits, on arrive aux premiers animaux pluricellulaires, et à l'action sur eux de la loi de division du travail. Cette loi a déterminé le choix, parmi les cellules qui les constituaient, de plusieurs éléments chargés des fonctions reproductrices ; et, depuis le moment où ce choix s'est manifesté, il n'a cessé de s'effectuer, le pouvoir d'hérédité des éléments sexuels croissant d'une manière parallèle et connexe à la faculté d'adaptation des autres cellules du corps.

Ainsi, en essayant de connaître l'origine des procédés par lesquels l'hérédité s'exerce, que l'on cherche la cause de l'accumulation dans les éléments sexuels de leur propriété d'hérédité ou les moyens par lesquels cette propriété se conserve et exerce son action, on aboutit aux mêmes notions essentielles. Il est nécessaire de se reporter aux premiers animaux pluricellulaires, tels que les observations embryologiques autorisent à se les représenter, et de chercher parmi eux le début des phénomènes que l'on constate chez les

**Métazoaires actuels.** On en vient alors à trouver à ces phénomènes deux causes immédiates : la première est la division du travail physiologique ; la seconde est la connexité établie entre les modifications adaptatives du corps et le pouvoir d'hérédité des éléments sexuels. Lorsque les changements nécessités par l'adaptation individuelle d'un organisme quelconque ne dépassent pas une certaine moyenne, les éléments sexuels acquièrent une capacité héréditaire correspondante à cette adaptation individuelle, qui leur permet de transmettre ces modifications aux descendants. L'étude de ces relations permet de répondre à la troisième des questions posées dans l'examen des phénomènes de l'hérédité.

Les faits connus sont encore bien peu nombreux sur un tel sujet ; ils s'accordent cependant pour montrer que les dispositions acquises par les générateurs sont transmises aux descendants. Toutes pourtant ne sont point conservées ; lorsqu'elles s'écartent trop de la structure habituelle, ou lorsqu'elles sont accidentelles et ne concordent point avec l'action des milieux extérieurs, il semble que leur report héréditaire ne s'effectue point. Tout est ici question de moyenne ; la transmission s'opère d'habitude dans le cas où les caractères sur lesquels elle s'exerce sont d'une importance relativement minime, et s'accordent avec l'influence des conditions environnantes.

Tel n'est pas cependant l'avis de plusieurs naturalistes. Ainsi Weissmann, en se basant sur l'indépendance qu'il croit exister entre la partie somatique et la partie génératrice des êtres, pense que les changements subis par la première lui sont propres, et n'exercent aucune influence sur la seconde ; partant, les dispositions acquises par un individu quelconque ne sont point transmissibles à ses descendants. Cette notion paraît être inexacte. Les fonctions de ces deux parties du corps sont, il est vrai, différentes ; mais on ne peut conclure de là à une indépendance telle que l'admet Weissmann. L'observation dénote, au contraire, que l'état dans

lequel se trouve la partie somatique influe sur la manière dont la partie génératrice accomplit son rôle ; toutes deux sont placées dans une étroite dépendance vis-à-vis l'une de l'autre. Sans insister outre mesure sur l'examen de cette question, il est bon de faire remarquer à quel point un corps bien conformé et nourri est capable d'exercer ses fonctions génératrices, et de rappeler l'étendue des changements opérés dans l'organisme lorsque ces fonctions ne peuvent s'effectuer par une cause quelconque.

En outre, Weissmann a entrepris des expériences pour mieux démontrer l'absence de toute transmissibilité héréditaire ; cet auteur a mutilé, durant plusieurs générations, des animaux, et a vu que ces mutilations ne se reportent point aux descendants, qui naissent complets. Ces expériences ne prouvent rien, car les changements apportés dans l'organisme par de telles lésions sont trop considérables (l'auteur précité coupait leurs queues à des souris), et ne cadrent point avec une action quelconque des milieux extérieurs ; ces mutilations n'ont aucun caractère adaptatif. Il existe, du reste, un certain nombre de faits contradictoires, dénotant que des dispositions accidentelles, souvent assez importantes, sont transmissibles par l'hérédité ; tels sont les cas de monstruosité portant, chez l'homme, sur des variations dans le chiffre des doigts, et qui sont présentés par plusieurs générations successives ; tels sont encore les phénomènes signalés par Brown-Séquard, relatifs au report héréditaire, soit complet, soit partiel, de lésions accidentelles, pratiquées sur des nerfs et des organes sensitifs, ou d'altérations consécutives à ces lésions. En comparant ces phénomènes les uns aux autres, la balance penche plutôt en faveur de la transmissibilité des modifications acquises par les individus, même de celles qui atteignent profondément les organes en restant indépendantes de l'action des milieux extérieurs. A plus forte raison, la propriété de transmission existe-t-elle dans le cas de changements peu prononcés, et liés à l'influence des circonstances environnantes. Aussi est-il



permis d'admettre que chaque adaptation individuelle comporte avec soi une capacité héréditaire, qui va se localiser dans les cellules génératrices par l'effet de la division du travail organique, et qui lui permet d'être reportée aux descendants de l'être qui présente cette adaptation.

Du reste, et *a priori*, il est nécessaire que ces phénomènes existent pour que l'évolution généalogique ait pu s'effectuer telle que nous la concevons d'après les faits, c'est-à-dire en allant du simple au complexe. Les naturalistes, comme Weissmann, Ball, Wallace, His, Gallon, qui se refusent à admettre une pareille transmission, ne s'aperçoivent pas qu'ils tournent souvent dans un cercle vicieux, dont ils ne réussissent à sortir qu'en invoquant des données hypothétiques, c'est-à-dire vraies peut-être, mais indémontrables par l'examen et par la comparaison des faits. Et, en résumé, il convient de s'en tenir à l'opinion ancienne de Lamarck, acceptée depuis par un grand nombre de naturalistes : les changements apportés dans l'organisme, soit accidentellement, soit par l'action des milieux extérieurs, sont transmissibles aux descendants en totalité ou en partie, lorsqu'ils ne dépassent pas une certaine mesure.

IV. RÉSUMÉ GÉNÉRAL.— Ce résumé comprend deux parties. La première se borne à mettre en lumière les principales des notions exposées dans les pages précédentes, afin de signaler, parmi elles, celles qui sont le plus acceptables et qu'il est permis de considérer, dans la limite des faits et des conclusions immédiates déduites de leur comparaison, comme hors de conteste. La seconde a pour effet de montrer comment ces notions primordiales sont applicables aux embryons, et de permettre ainsi l'établissement des lois naturelles qui découlent de l'embryologie. Les considérations déjà traitées touchent à la morphogénie entière, et plus spécialement à la généalogie, en ce sens qu'elles autorisent à concevoir d'une certaine manière les causes de la genèse des formes dans le temps ; il est nécessaire d'insister d'une façon

plus approfondie et plus complète sur les données fournies par l'étude des développements embryonnaires.

*Résumé des notions précédentes.* — Les longs exposés qui ouvrent ce chapitre, et les discussions qui l'accompagnent, ne forment point un hors-d'œuvre dans cet ouvrage ; les uns et les autres sont nécessaires pour discerner, parmi toutes les considérations auxquelles se livrent les naturalistes modernes, les plus acceptables d'entre elles. Les discussions se resserrent de nos jours autour d'un certain nombre de questions, fort importantes en elles-mêmes, mais secondaires par rapport à des données d'une plus grande amplitude ; et les premières ont souvent fait perdre de vue les secondes, ou même ont empêché jusqu'ici de les dégager des observations acquises. D'autre part, ces questions discutées portent assez souvent sur des hypothèses, ou sur des généralisations insuffisantes tirées d'un nombre de faits trop restreint ; il convient donc de les signaler seulement, de montrer leurs points forts et leurs points faibles, sans aller plus avant, et de se tenir à leur égard dans une certaine réserve, tant que les progrès de la science n'auront pas permis de se prononcer avec certitude.

Cependant, parmi les notions que fournit la philosophie zoologique, il en est d'une grande valeur, qui ressortent de tous les faits acquis, et qu'il est permis de prendre, non pour des hypothèses dépassant ces faits, mais pour des phénomènes démontrables ; les démonstrations étant fournies, dans ce cas, par la comparaison des faits entre eux.

Au premier rang de ces notions est celle de l'*évolution généalogique*, du changement de forme des êtres dans le temps ; cette donnée a été exposée pour la première fois, et appuyée sur des arguments dignes de considération, par Lamarck. D'autre part, la loi de la *division du travail*, due à H. Milne Edwards, permet de comprendre dans quel sens et par quels moyens cette évolution s'est effectuée. L'évolution généalogique a été dirigée par la loi de la division du travail ;

elle a procédé du simple au composé, en allant vers le perfectionnement par la différenciation toujours croissante des formes et des fonctions. Il est au moins inutile de démontrer ici la réalité de cette loi et la nature de son action; toutes deux ressortent peut-être des études embryologiques plus que de toute autre branche des sciences naturelles; et, du reste, l'illustre naturaliste déjà cité a rempli cette tâche, et a exposé sa loi dans plusieurs pages qui resteront parmi les plus belles qui aient été écrites sur la philosophie des sciences.

Une troisième donnée s'ajoute aux précédentes, et s'appuie sur elles en partie; elle tient à la *continuité de la matière vivante dans le temps*. Tout individu provient d'un individu préexistant, dont il est une parcelle grandie et compliquée; cela depuis l'origine de la vie, et sans aucune interruption. Cette continuité est complète chez les animaux unicellulaires, et incomplète chez les animaux pluricellulaires; cet état incomplet s'augmente, pour ce qui est de ces derniers et par effet de la loi de la division du travail, d'une localisation dans les cellules sexuelles, c'est-à-dire dans ces éléments qui établissent la continuité, de toute la force d'hérédité nécessaire pour édifier l'organisme des descendants. Cette notion de continuité ne s'adresse pas seulement à la succession des générations; elle a une portée plus grande. Elle s'applique à toutes les dispositions organiques, à tous les phénomènes présentés par les êtres vivants. Unie à la donnée du perfectionnement par la division du travail, elle a pour effet de produire ce sentiment que tout ce qui est composé, qu'il s'agisse d'un individu ou d'une de ses parties, d'une fonction générale ou d'une fonction de portée restreinte, dérive du simple, cette dépendance étant causée par la continuité de la matière vivante, qui se complique à mesure qu'elle avance dans le temps.

L'évolution généalogique est un résultat. Ses causes sont au nombre de deux, du moins celles qui nous sont connues, et ont été découvertes par Lamarck : l'*adaptation* et l'héré-

*dité*. Toutes deux sont des propriétés de la matière vivante, des forces qui produisent des phénomènes accessibles à nos sens, et d'après lesquels il nous est donné de les concevoir. Chaque individu possède en lui-même ces deux forces, et se trouve soumis à leurs actions.

L'influence de l'adaptation et celle de l'hérédité se combattent dans chaque individu ; cette opposition est la *lutte vitale*. L'hérédité fixe l'individu dans une forme déterminée, semblable à celle des ancêtres, que l'adaptation tâche de modifier lorsque les circonstances s'y prêtent. Cette *adaptation individuelle*, lorsqu'elle se manifeste, est souvent de minime importance. Par contre, l'action de l'hérédité et celle de l'adaptation se complètent dans la série des générations ; toute adaptation individuelle d'un générateur est transmise d'ordinaire par l'hérédité à ses descendants ; et, chez les Métazoaires, ce phénomène s'effectue par l'apport dans les cellules sexuelles d'une *capacité héréditaire* connexe à cette adaptation. En se représentant une longue suite de générations successives, on conçoit que les adaptations individuelles s'ajoutent les unes aux autres pour former, par leur somme, une *adaptation ancestrale*. Le résultat, pour chaque individu, de son adaptation ancestrale, c'est-à-dire du total de toutes les adaptations individuelles et accumulées de ses ancêtres, est son organisme, tel qu'il le présente, avec toutes ses particularités de formes et de fonctions.

Ces notions sont les premières de celles qu'il convient d'avoir pour comprendre la structure des êtres, et pour concevoir l'origine de cette structure ; elles sont acceptables, car les faits acquis montrent leur réalité ; et, si elles ne comportent point de certitude matérielle, si elles résultent seulement de raisonnements inductifs établis d'après les observations connues, leur probabilité est fort grande. Elles sont suffisantes, du reste, pour se représenter les principales des forces de la nature, les plus importants de leurs résultats, les principaux des moyens employés par elles pour arriver à leurs fins, et cela dans l'état présent de nos con-

naissances. Ces notions sont presque indiscutables. Quant aux études par lesquelles on essaie de pénétrer plus avant dans le jeu de ces forces et dans l'examen des procédés dont elles se servent, ces recherches sont encore trop peu avancées, et trop sujettes à discussions, pour se permettre d'avoir sur les considérations qu'elles fournissent une opinion définitive. Ces données ont, du reste, une amplitude moindre que les précédentes, qui touchent aux phénomènes essentiels présentés par les êtres. Quel que soit le moyen par lequel l'adaptation exerce son influence, qu'il soit la sélection ou l'usage, ou l'action des milieux, ou toute autre cause, l'adaptation n'en existe pas moins, et c'est sa réalité qu'il est nécessaire de faire ressortir avant tout ; ce qu'oublie trop souvent la plupart des naturalistes et des philosophes qui discutent sur ces questions. De même pour l'hérédité ; de même encore pour l'évolution généalogique ; de même pour le perfectionnement par la différenciation croissante, et pour la continuité de la matière vivante. Ce sont ces notions qu'il faut dégager avant tout de leurs corollaires, afin de les mettre en pleine lumière, et de leur rendre l'importance entière qu'elles méritent, celle de données essentielles et primordiales, auxquelles toutes les autres, qui dérivent d'elles, doivent être rapportées.

*Application des notions précédentes à l'embryologie. —* Les embryons, étant des êtres vivants, possèdent par suite en eux-mêmes les forces propres à ces êtres, c'est-à-dire l'hérédité et l'adaptation. Seulement ces forces se comportent chez eux d'une manière un peu différente de celle offerte par les adultes, et ce fait se conçoit aisément. L'organisme d'un embryon est chargé, non seulement de se maintenir dans son intégrité, mais encore de produire, au fur et à mesure de son développement, les parties qui lui manquent avec les fonctions attachées à ces dernières. Sa vitalité n'a pas pour unique objet la conservation de ce qui existe déjà, mais encore la création de ce qui manque ; et ce phénomène

se présente jusqu'au moment où l'embryon parvient à l'état adulte. En conséquence, la force d'hérédité est plus grande chez le premier que dans le second cas ; si l'on considère l'être durant son existence entière, on voit que la quantité, que le potentiel, pour employer un terme qui rend mieux la chose, d'hérédité atteint son maximum dans le germe à son début, et son minimum dans l'individu complet. L'embryon, étant le germe en voie de transformation pour se convertir en individu complet, possède donc une puissance d'hérédité plus grande que ce dernier. Comme on l'a vu plus haut, le potentiel, sous ce rapport, diminue à mesure qu'il se dissémine dans un plus grand nombre d'éléments, pour en arriver finalement à son minimum lorsque l'organisme est achevé.

L'adulte n'a qu'à réparer ses pertes ; il lui suffit pour cela d'une force d'hérédité relativement restreinte, permettant à diverses cellules d'engendrer, dans le laps de temps assez long qui embrasse la durée de la vie, un petit nombre d'éléments destinés à remplacer ceux qui sont usés par le fonctionnement de l'économie. Il en est de même pour l'embryon ; mais celui-ci est obligé de produire en surcroît, et avec rapidité, un chiffre considérable d'éléments supplémentaires, destinés à composer les organes et les tissus définitifs ; ces éléments ont tous une structure et une disposition réglées par l'hérédité ; la puissance de celle-ci est par suite augmentée. En somme, l'hérédité est plus active chez les embryons que chez les adultes, et l'est d'autant plus que les embryons sont eux-mêmes plus jeunes.

Autant qu'il est permis d'en juger d'après nos connaissances, l'adaptation exerce par contre une influence égale sur les uns et sur les autres ; quel que soit le procédé par lequel cette dernière s'effectue, elle semble placée sous une certaine dépendance par rapport aux milieux extérieurs, et ceux-ci sont les mêmes pour les premiers comme pour les seconds. Cependant il convient de remarquer que les organismes embryonnaires sont constitués par des éléments

qui n'ont pas encore acquis leur structure définitive, qui sont en voie de modifications continuelles, et en somme plus plastiques; les changements adaptatifs sont par suite plus aisés chez eux que chez les adultes. La force d'adaptation étant la même, ses résultats sont plus considérables pour ce qui tient aux embryons, à cause de la facilité avec laquelle ils se manifestent.

Ainsi, chez les embryons, l'hérédité est plus active et l'adaptation plus aisée. — De même que pour tous les êtres, ces deux forces se combattent dans chaque individu, et se complètent dans la série des générations. Chaque embryon est soumis à une lutte vitale, de beaucoup supérieure à celle qu'il subira lorsqu'il sera parvenu à l'état adulte; cet excès est dû à l'amplitude des forces mises en présence. Une telle lutte vitale, poussée à son maximum, permet de comprendre pourquoi les embryons issus d'un même générateur diffèrent souvent les uns des autres. Ces dissemblances portent sur des faits assez importants, tels que la durée même du développement, la taille ou la forme d'un organe, etc.; elles sont propres aux embryons, et s'atténuent à mesure que ces derniers acquièrent leur organisme définitif; du moment où ce dernier résultat est acquis, toutes ces oppositions particulières ont disparu. Ces phénomènes dépendent de l'excès même de la lutte vitale; à cause de son importance, celle-ci est soumise, suivant les individus, à des inégalités considérables de plus ou de moins, et ces inégalités se trahissent par les différences qui viennent d'être signalées. La lutte vitale perd ensuite de sa prédominance; les inégalités deviennent moindres, et les dissemblances s'effacent peu à peu.

D'autre part, l'hérédité et l'adaptation se complètent dans la série des générations. L'adaptation individuelle acquise par un embryon est transmise, par le moyen de l'hérédité, aux embryons issus de lui lorsqu'il est parvenu à un état qui lui permet de se reproduire; l'ensemble de ces adaptations individuelles constitue, ici comme ailleurs, une adaptation ancestrale. Seulement cette dernière est particulière

aux embryons ; elle produit ses effets au moment voulu par l'hérédité, lorsque ces effets sont utiles et avantageux, tout comme dans les adaptations individuelles qui la constituent par leur réunion, et cesse de les donner dans le cas où le développement s'achève. Ainsi, lorsqu'un embryon possède des caractères adaptatifs, ces derniers disparaissent pendant que l'être se convertit en adulte, mais ils reviennent dans les nouveaux embryons issus de ce dernier, et ce retour se présente au moment précis où l'apparition s'est manifestée dans le premier cas. Non seulement l'hérédité garde les résultats de l'adaptation individuelle, mais elle les maintient dans leur ordre ; la transmission n'est pas irrégulière, ni indéterminée, mais rigoureusement complète et synchrone. Aussi, lorsque des embryons possèdent des dispositions d'une grande importance, et à eux particulières, comme des enveloppes amniotiques, des réserves nutritives, etc., ces dispositions reviennent avec régularité dans toutes les générations successives d'embryons, bien qu'elles disparaissent au moment où ces derniers deviennent adultes. L'ordre chronologique est conservé, tout comme l'ensemble de la structure ; l'hérédité exerce son action sur le premier comme sur le second.

On le voit déjà, tous les phénomènes généraux offerts par les embryons dépendent de ces deux forces essentielles des êtres vivants : l'hérédité et l'adaptation ; ces forces existent ici comme ailleurs, et avec une importance plus grande. Ces notions préliminaires établies, les observations embryologiques sont déjà assez nombreuses pour permettre de tirer de leur comparaison certaines données, qui expriment et résument les faits présentés. Ces données sont des *lois de l'embryologie*. Comme elles résultent de l'examen d'un grand nombre d'animaux divers, comme les investigations nouvelles les confirment sans cesse, tout porte à croire à leur réalité. Et leur établissement présente une grande utilité, car elles simplifient la comparaison en reportant à elles les résultats contradictoires, et discutant ces derniers



en s'appuyant sur elles. Ces lois constituent une synthèse, une base solide et scientifique, dont il est permis de partir pour se diriger au milieu du nombre immense des faits d'ordres différents qui composent l'embryologie comparée.

Parmi ces lois, les unes ressortent de l'hérédité et les autres de l'adaptation. Dans chacune de ces deux séries se dresse tout d'abord une loi principale, qui exprime l'action même de l'hérédité ou celle de l'adaptation sur les embryons, et qui est suivie d'un certain nombre de lois secondaires. Ces lois comportent parfois des corollaires d'une importance moindre que les notions auxquelles ils se rattachent, mais dont les applications sont souvent fort utiles.

## § 2. Lois de l'embryologie dépendantes de l'hérédité.

I. LOI PRINCIPALE, OU DE L'HÉRÉDITÉ EMBRYONNAIRE. — Cette loi peut être exprimée de la manière suivante : *L'embryogénie, ou la morphogenèse individuelle, est un résumé de la généalogie, c'est-à-dire de la morphogenèse ancestrale, sauf les modifications produites par l'adaptation embryonnaire.*

L'exposé de cette loi comporte deux parties distinctes. L'une donne les résultats de l'hérédité, en assimilant les changements de forme subis par chaque individu à ceux que les ancêtres de cet individu ont supporté dans la série des temps. L'autre touche aux effets de l'adaptation, qui s'ajoutent à ceux de l'hérédité, et se substituent parfois à eux en les détruisant plus ou moins, et, dans tous les cas, en leur faisant subir des transformations souvent considérables. La nécessité s'impose donc, toutes les fois où l'on veut remonter aux causes et se rendre compte de la valeur exacte des phénomènes, de distinguer, parmi ces derniers, entre ceux qui proviennent de l'une des deux forces vitales et ceux produits par l'autre. Une telle séparation est souvent aisée à établir, car les effets de l'adaptation sont presque toujours les mêmes, et consistent de préférence en accumulation de réserves nutritives, ou en présence de membranes protec-

trices transitoires, ou en développement d'appendices locomoteurs particuliers, etc. Mais parfois la difficulté est plus grande ; la comparaison est alors le seul moyen de la résoudre : dans un groupe naturel, les embryons des représentants inférieurs de ce groupe offrent sans doute les procédés les plus simples, ceux qui sont déterminés par l'hérédité, alors que les autres présentent des modifications adaptatives.

Un exemple de ces faits est donné par les Bryozoaires. Les larves de la plupart de ces animaux subissent des modifications remarquables, des destructions d'organes et des unions de cellules, accompagnées de métamorphoses complexes. Ces phénomènes sont adaptatifs pourtant, et on ne doit point les considérer comme des effets d'une hérédité qui étendrait son action sur tous les représentants de la classe, comme les particularités essentielles et fondamentales du développement de ces animaux. Tous les Ectoproctes, qui constituent de beaucoup la plus grande part des Bryozoaires, offrent bien une embryogénie dirigée comme il est dit plus haut ; mais ces Ectoproctes sont les plus élevés du groupe. Les formes inférieures sont les Endoproctes, dont l'évolution embryonnaire ne montre aucune de ces transformations ; celle-ci doit donc être prise comme la base de l'embryogénie des Bryozoaires, comme le résultat de l'hérédité, alors que les changements offerts par les Ectoproctes découlent d'une adaptation secondaire et à eux propre.

Ainsi, lorsqu'il s'agit de décider, dans une classe ou dans un embranchement, si un fait particulier résulte de l'hérédité directe et complète, et mérite par suite d'être considéré comme fondamental pour le groupe entier, ou bien s'il dérive simplement d'une adaptation embryonnaire et spéciale à plusieurs représentants de ce groupe, la comparaison de ce fait avec ses correspondants des types inférieurs permet de donner une réponse. On en arrive à trouver par ce moyen, et pour donner un autre exemple, que la présence d'un placenta n'est pas un phénomène primitif dans le développe-

ment des Mammifères ; les plus simples parmi ces derniers, c'est-à-dire les Monotrèmes, sont en effet privés d'un tel organe. On conclut, d'après cette comparaison, que la placentation est le résultat d'une adaptation embryonnaire propre à certains représentants du groupe, et non qu'elle est un phénomène transmis héréditairement aux Mammifères par leurs ancêtres, l'absence de cet appareil chez les Monotrèmes étant due à une atrophie secondaire.

En somme, toutes les fois où l'on veut remonter, d'après les faits acquis, à la notion d'origine, il ne faut point accorder, dans chaque groupe d'animaux, une valeur égale à toutes les dispositions constatées, ni peser ces dernières d'après leur importance fonctionnelle. Il est nécessaire de discerner les effets de l'adaptation de ceux de l'hérédité, en se reportant aux phénomènes présentés par les formes les plus simples du groupe.

La loi de l'hérédité embryonnaire a été posée, dans ses premières bases, par Lamarck ; E. Geoffroy Saint-Hilaire, dans ses comparaisons entre les Vertébrés inférieurs et les embryons des Vertébrés supérieurs, l'a démontrée par la suite, mais sans l'exprimer avec une grande précision. Cela se comprend d'après le sentiment que l'on avait alors de l'évolution généalogique des êtres ; cette notion s'imposait à l'esprit des naturalistes philosophes, mais n'étant appuyée encore par aucun fait, on lui trouvait avec raison un caractère trop hypothétique, et on tâchait autant que possible de n'en point tenir compte. C'est Fritz Müller qui l'a formulée tout d'abord, et après lui Hæckel. Ces deux auteurs, et notamment le dernier, ont établi cette loi de la manière suivante : l'ontogénie est une récapitulation de la phylogénie.

Considérée de cette manière, cette loi est par trop systématique et exclusive ; elle ne tient nul compte des phénomènes de l'adaptation, et elle tend à faire considérer tous les caractères présentés par les animaux dans leur développement embryonnaire comme ayant une valeur héréditaire

égale. Il n'en est point ainsi dans la réalité. Parmi les dispositions présentées par un embryon, plusieurs résultent d'une hérédité entière, et d'autres proviennent d'une hérédité spéciale aux embryons seuls ; il les faut distinguer les unes des autres, et les ranger suivant leur rang d'importance. D'un autre côté, la récapitulation n'est souvent pas complète ; des phases sont omises par l'action d'adaptations spéciales, qui se sont exercées sur divers représentants d'un groupe, et non sur d'autres. Cette récapitulation est résumée ; et, en définitive, il faut modifier cette loi pour la rendre exacte, et l'amender en l'exposant comme elle l'est au début de ce paragraphe.

Un commencement de la démonstration de cette loi a été donné plus haut (voir p. 290 et suivantes). En comparant, dans chaque groupe naturel, l'organisation des types inférieurs avec celle des embryons des types supérieurs, en suivant ainsi la méthode imaginée par E. Geoffroy Saint-Hilaire, et remontant de cette comparaison à la notion d'origine, on en arrive à s'assurer que, du moment où l'on admet l'existence de l'évolution généalogique, l'évolution embryonnaire concorde avec elle. Cette concordance est incomplète ; la première s'est effectuée durant un temps fort long sur un nombre immense d'individus ; la seconde s'exerce avec rapidité sur un seul individu, et à l'entrée de son existence ; mais la corrélation est vraie pourtant dans son ensemble. La seule restriction à apporter consiste en ce fait, que l'évolution embryonnaire ne reproduit l'évolution généalogique qu'en la résumant à l'extrême et la simplifiant beaucoup.

Il importe au surplus de ne point oublier que l'on exprime, dans la loi de l'hérédité embryonnaire, un parallélisme entre ces deux évolutions. Or, dans cette comparaison, la morphogenèse individuelle seule se manifeste directement à nos sens ; on ne parvient à s'assurer de l'existence de la morphogenèse ancestrale que d'une manière très indirecte, et par une série de raisonnements. Les phénomènes qui composent cette dernière sont cependant réels ; seulement, ces

phénomènes s'étant passés autrefois, ou se présentant de nos jours avec une durée trop grande pour être directement accessibles à l'observation, ne peuvent être constatés chez tous les êtres. On paraît commettre, en exposant cette loi, une erreur de méthode, puisqu'on assimile l'une à l'autre deux choses non comparables, des notions subjectives et des faits d'observation directe. Cette erreur n'existe point cependant, ou plutôt elle est toute de surface. La réalité de l'évolution généalogique est hors de doute, bien qu'elle ne soit pas apte à être constatée directement ; un grand nombre de faits différents s'accordent à la dénoter. Seulement ce phénomène est d'une trop grande amplitude pour nos moyens bornés d'investigation ; nous ne parvenons à le concevoir et à connaître son existence que par une série d'inductions et de généralisations. Mais si la démonstration matérielle manque ; si elle n'est fournie que dans un nombre de cas fort restreints, que l'on est obligé de généraliser ; si le raisonnement est le principal des moyens par lesquels on est arrivé à s'assurer de la réalité de cette évolution ; il n'en est pas moins certain que cette dernière existe vraiment, et qu'il est nécessaire d'en tenir compte dans toutes les études portant sur les êtres vivants.

Or, ces êtres, d'une manière invariable, subissent tous des transformations embryonnaires. Étant donnés ces changements, leur présence ne peut être conçue que de deux façons : ou bien ils n'ont aucune signification, et alors leur régularité, leur marche précise allant du simple au complexe, leur ressemblance entre les divers types, d'autant plus grande qu'ils sont plus proches de leur début, seraient incompréhensibles ; ou bien ces modifications ont vraiment un sens, et ce dernier n'est admissible qu'en tant qu'il est lié aux phénomènes généraux de l'évolution.

La morphogenèse individuelle est une des bases qui servent à établir la notion de l'évolution généalogique ; mais ce n'est point un cercle vicieux que d'expliquer la première par la seconde. On l'a vu dans le commencement du présent cha-

pitre, la réalité de la généalogie est prouvée par d'autres considérations que celles tirées de l'embryologie, et ces dernières ne sont pas les seules à donner cette démonstration. D'autre part, le phénomène doit être distingué des procédés par lesquels il se manifeste. Les procédés mis en jeu sont ici différents ; seulement les résultats sont les mêmes, puisqu'ils consistent en changements de forme, et ils sont comparables par conséquent. La loi de l'hérédité embryonnaire se réduit donc, en somme, à la comparaison des résultats de l'évolution embryonnaire à ceux de l'évolution généalogique, l'existence des uns et celle des autres étant hors de cause dans cette comparaison.

La morphogenèse individuelle est connue d'après l'observation directe. Pour faire la présente démonstration, il est nécessaire de poser tout d'abord que les premières données de la morphogenèse ancestrale sont acquises d'après l'anatomie comparée. En comparant les uns aux autres les divers types d'un même groupe naturel, en opposant les simples aux complexes, en s'appuyant d'autre part sur la notion de l'évolution généalogique et sur celle du perfectionnement par la différenciation, on arrive à concevoir que les types les plus simples sont les premiers venus dans le temps, que les plus complexes sont les plus récents, et que ceux-ci dérivent de formes ancestrales semblables aux premiers. Ces premières bases étant posées, l'assimilation de l'une de ces morphogenèses et de l'autre s'impose. En comparant, dans un même groupe naturel, les embryons des types complexes aux adultes des types simples, on s'aperçoit de leur extrême ressemblance. La conclusion est dès lors facile à tirer, et E. Geoffroy Saint-Hilaire l'a déjà fait pour ce qui est des Vertébrés : les représentants les plus élevés d'un même groupe passent, dans leur développement embryonnaire, par des phases transitoires qui rappellent les dispositions permanentes des représentants les plus simples.

En examinant point par point ce développement des types supérieurs, disposant les phases en une série de complexité

croissante, et l'opposant à la série des représentants du groupe également rangés suivant leur degré de structure, on s'aperçoit que, dans son ensemble, la ressemblance persiste. Cette identité n'existe pas pour une seule des phases, ni dans un seul organe, mais pour la plupart des premières et dans tous les appareils de l'économie. Les faits permettent donc de l'établir : l'embryogénie des types supérieurs d'un groupe est un résumé de l'évolution généalogique du groupe. En étendant cette notion à l'ensemble des animaux ; en se souvenant que tous les Métazoaires ont un même commencement, l'ovule ; que cet ovule engendre les tissus et les organes par des procédés réguliers et constants ; que les dissemblances entre les diverses embryogénies n'apparaissent et ne s'accroissent qu'en s'appliquant à des phases de plus en plus éloignées du début, on en arrive à formuler d'une manière générale : l'embryogénie des animaux est un résumé de leur généalogie, sauf, bien entendu, les changements adaptatifs intervenus en surcroît. Cette loi exprime ainsi deux choses : d'une part, en groupant avec méthode, suivant leur date d'apparition, les principaux des faits présentés par les animaux dans leur développement embryonnaire, on parvient à donner une idée approchée de l'ensemble de l'évolution généalogique ; et d'autre part, les changements de formes subis par chaque individu dans son développement reproduisent en petit, sauf encore les cas d'adaptation particulière, ceux que ses ancêtres ont autrefois supportés dans la série des temps.

La concordance entre la morphogenèse individuelle et la morphogenèse ancestrale existe bien dans la forme, mais non toujours dans l'emploi ; cette opposition se conçoit en se représentant que certains organes larvaires ne peuvent accomplir leurs fonctions, provisoirement inutiles, alors que leurs correspondants des ancêtres jouaient un rôle. Il en est surtout ainsi pour les éléments sexuels ; ceux-ci se montrent déjà chez les larves, dans la plupart des cas, mais ne parviennent point à maturité, alors que les ancêtres similaires

se reproduisaient par leur moyen. La cause de cette différence est due à la liaison constante qui existe entre l'âge adulte et l'aptitude à la reproduction ; malgré leur structure fort simple, que les larves actuelles possèdent encore d'une façon transitoire, les ancêtres étaient des adultes, alors que celles-là ne sont que des embryons ; les premiers étaient susceptibles de se féconder, alors que les larves ne possèdent point une telle capacité.

La loi de l'hérédité embryonnaire est ainsi démontrée, du moins quant aux formes. — Du moment où la morphogenèse ancestrale est un fait réel, bien qu'inaccessible à l'observation directe, il est permis de lui comparer d'autres faits réels qu'il est possible de constater, et cela afin de connaître la manière suivant laquelle ce phénomène s'est effectué. On a déjà un certain nombre de notions sur les procédés suivis dans cette morphogenèse, par le seul moyen de l'anatomie comparée, et en s'aidant de la loi du perfectionnement par la division du travail. En leur comparant les données fournies par l'étude du développement embryonnaire que subissent les représentants supérieurs d'un groupe quelconque d'animaux, on trouve que les quelques notions acquises d'après l'anatomie comparée s'accordent exactement avec celles procurées par l'embryologie. Tous les groupes examinés procurent des résultats analogues. En généralisant alors, en s'appuyant au surplus sur diverses considérations procurées par la marche régulière des développements embryonnaires, on en arrive à pouvoir affirmer, dans la limite de nos connaissances et du moment où existe l'évolution généalogique, que l'évolution embryonnaire est un décalque, une reproduction fort résumée de cette dernière.

Il est nécessaire de le répéter encore, la démonstration de la loi d'hérédité embryonnaire est tout entière appuyée sur la notion de l'évolution généalogique. La réalité de cette dernière est prouvée par un grand nombre d'observations diverses, et se trouve être hors de conteste pour la grande majorité des naturalistes actuels. En conséquence, du mo-



ment où l'existence de la morphogenèse ancestrale est acceptée, la loi d'hérédité embryonnaire doit être considérée elle-même comme exprimant des rapprochements justes et vrais.

**II. LOIS EMBRYOLOGIQUES SECONDAIRES RELATIVES A L'HÉRÉDITÉ.**  
— Ces lois secondaires se rapportent à des particularités de l'hérédité embryonnaire, non à son ensemble. Elles ont cependant une extrême importance, car elles résument et synthétisent un grand nombre d'observations; comme l'action de l'hérédité est une pour tous les animaux, comme les faits qui ont servi à établir ces relations sont donnés par l'étude des divers groupes, il est permis de croire à leur exactitude. Cela étant, elles servent pour se guider avec méthode parmi les résultats acquis, et pour donner à chacun d'eux sa valeur réelle.

Ces lois sont au nombre de trois. La première, ou de la *concordance*, touche aux relations qui existent entre les types inférieurs d'un groupe et les embryons des types supérieurs. La seconde, ou de la *constance d'origine*, tient à la persistance, dans chaque groupe, et quelque soit le procédé suivi par le développement embryonnaire, d'une même origine pour le même organe. Enfin la troisième, ou de la *fixité des connexions*, porte sur le maintien, parmi tous les représentants d'un même groupe, des mêmes rapports entre les mêmes organes.

*Loi de la concordance.* — Dans un même groupe naturel, l'évolution embryonnaire des êtres les plus complexes reproduit d'une façon transitoire, sauf les particularités dues à l'adaptation embryonnaire, les états définitifs auxquels s'arrêtent les êtres les plus simples. — Tel est l'exposé de cette loi, due dans son principe à E. Geoffroy Saint-Hilaire, et dans laquelle il faut introduire la correction relative aux changements adaptatifs des embryons.

Cette loi est une partie de la loi principale, un de ses côtés

restreints ; et, à ne la considérer que de cette façon, elle ne mériterait pas d'en être séparée. Elle a cependant une importance qui lui mérite d'être conservée. La loi principale exprime que l'embryologie est un résumé de la généalogie ; la loi de la concordance a pour objet de montrer que les types inférieurs d'un groupe naturel correspondent à la persistance, dans la nature actuelle, des formes ancestrales des types supérieurs, ou d'êtres très voisins de ces formes. Étant donnée la concordance établie entre les premiers et les embryons des seconds, on conclut à la relation précédente.

La démonstration à cet égard est déjà donnée dans la discussion de la loi principale de l'hérédité embryonnaire ; elle est exposée tout au long dans la première partie de ce chapitre (p. 290 et suivantes). En comparant, dans chaque embranchement, ou dans chaque classe, lorsque celle-ci renferme des animaux assez différents les uns des autres, les représentants les plus simples du groupe aux embryons des plus élevés, on reconnaît leur grande ressemblance. Ces derniers passent donc, d'une manière transitoire, par des phases que les premiers offrent d'une façon définitive, et sous lesquelles ils parviennent à leur état adulte. Cette seule comparaison conduit à formuler la loi comme elle l'est plus haut. Et cette loi de la concordance sert, pour une part importante, à prouver la réalité de la loi principale relative au parallélisme de l'embryologie et de la généalogie.

Cette loi exprime des faits matériels, et tombant sous les sens par l'observation directe ; elle suffit, en la laissant ainsi, pour expliquer un grand nombre de relations. De plus, en raisonnant sur elle et lui joignant la notion de l'évolution généalogique, on extrait d'elle le corollaire suivant, déjà mentionné : *Les êtres les plus simples d'un groupe naturel représentent, dans la nature actuelle, une persistance des ancêtres disparus des êtres les plus élevés, ou des types voisins de ces ancêtres.*

Les phases embryonnaires d'un individu complexe repro-

duisent les dispositions permanentes de ses ancêtres. Si l'une de ces phases rappelle de près une organisation permanente d'un être actuel plus simple que le précédent, cette organisation ressemblera aussi à celle desdits ancêtres. Partant, cet être actuel représente une persistance de la structure propre aux anciens générateurs de l'individu complexe, et permet de concevoir d'après lui le plan de leur économie. De telles relations génétiques n'existent, bien entendu, que dans l'étendue d'un groupe naturel. La ressemblance, dans ce cas, ne s'applique point à un organe pris isolément et considéré à l'exclusion des autres, mais doit ressortir de l'examen de tous les appareils ; la comparaison, pour être exacte, doit être entière et non restreinte. Toutes les fois qu'il s'agit de conclure en pareil cas, la loi de la concordance doit être aidée par les deux autres lois secondaires de l'hérédité, par celle de la constance d'origine et par celle de la fixité des connexions ; cette méthode est la seule qui permette d'arriver à une comparaison complète et précise.

*Loi de la constance d'origine. — Dans tout embranchement, et quel que soit le procédé suivant lequel s'effectue le développement embryonnaire, les mêmes organes ont une même origine et dérivent des mêmes feuilletts blastodermiques.*

La démonstration de cette loi ressort de toutes les données acquises de nos jours à l'embryologie. Autrefois, alors que la science était moins avancée, les faits se contredisaient souvent, et portaient à admettre que le même organe avait parfois, suivant les groupes contenus dans l'embranchement et suivant les procédés de l'embryogénie, plusieurs origines différentes. Les développements condensés surtout, avec leurs appareils se formant sur place et d'une manière compacte, contribuaient pour beaucoup à faire accepter une telle opinion. A mesure que les observations sont devenues plus nombreuses et plus complètes, les divergences premières se sont effacées, pour laisser place à une identité constante et

entière, et la loi précédente s'est affirmée avec une force toujours plus grande ; il est permis aujourd'hui de la considérer comme l'un des axiomes fondamentaux de l'embryologie.

Quelques exemples, choisis parmi les animaux les plus complexes, parmi les Vertébrés, suffiront pour en montrer la réalité. L'Amphioxus suit un développement très dilaté, et son mésoderme dérive du protendoderme. Les Reptiles et les Oiseaux, dont l'embryologie est condensée, ont prêté durant longtemps à des discussions nombreuses pour ce qui touche à l'origine de leur feuillet moyen ; la plupart des auteurs admettaient encore, voici quelques années à peine, que ce feuillet provenait de l'ectoderme. Les recherches minutieuses entreprises dans ces derniers temps, et dont les principales sont dues à Mathias Duval, ont prouvé que l'endoderme primitif des embryons de ces animaux, homologue du protendoderme de l'Amphioxus, donne seul naissance au mésoderme entier. Le procédé génétique n'est point le même dans les deux cas ; il s'effectue d'après le type creux chez l'un, suivant le mode massif et par une sorte de clivage chez les autres ; mais l'origine fondamentale reste *constante*, et ne change pas.

Un second exemple est donné par la notocorde. Cet appareil, dans l'organisme de l'Amphioxus, dans celui des Cyclostomes, des Amphibiens, et de tous les Vertébrés qui possèdent en leurs ovules une quantité restreinte de réserves nutritives, est produit avec évidence par l'endoderme. Cependant, pour ce qui est des divers Poissons, des Reptiles, des Oiseaux et des Mammifères, les avis étaient partagés à cet égard. Parmi les naturalistes, les uns le faisaient provenir de l'ectoderme, les autres du mésoderme, les derniers enfin de l'endoderme. Une technique plus précise et des études plus minutieuses ont permis de reconnaître la ressemblance de tous les Vertébrés sous ce rapport : la notocorde est toujours, avec constance, d'origine endodermique. Les difficultés d'observation, qui sont souvent fort délicates à franchir dans

le cas des embryogénies condensées, étaient la seule cause de ces divergences ; du moment où toutes les phases ont été suivies depuis les premières d'entre elles, et examinées avec la plus grande attention, en employant une technique perfectionnée, ces oppositions ont disparu.

Tous les embranchements d'animaux, dans la genèse de tous leurs organes, conduisent à des résultats semblables, à cette notion de la constance d'origine : les mêmes organes, pris dans toutes les classes de l'embranchement, ont toujours même origine, quel que soit le procédé suivi dans le développement embryonnaire. Cette conclusion s'impose d'après les faits de l'embryologie comparée, qu'il serait trop long de citer, car ils aboutissent tous à la même fin. Un dernier exemple, choisi parmi les plus remarquables, peut être donné cependant. Depuis quelque temps, les observateurs sont unanimes à reconnaître que les centres nerveux de tous les animaux proviennent de l'ectoderme ; cette constance d'origine est démontrée par un examen approfondi, et suivi dans les divers groupes. Pourtant, les Mollusques semblaient ne point rentrer dans cette règle ; et, lorsqu'il s'agit de lois générales ayant l'importance de celles de l'embryologie, une seule exception suffit pour mettre la loi entière en état de suspicion, pour empêcher de lui accorder une grande valeur. Plusieurs naturalistes de mérite avaient décrit les centres nerveux de ces animaux comme dérivant du mésoderme. Ces faits, on l'a vu par la suite, sont inexacts ; les ganglions nerveux des Mollusques sont fournis par l'ectoderme, tout comme ceux des autres animaux, et la constance d'origine se trouve être encore démontrée dans ce cas particulier.

Les dissemblances d'origine constatées à diverses reprises pour les mêmes organes, et dans l'étendue d'un seul embranchement, résultent donc, en somme, des difficultés d'observation qui se présentent parfois, ou du petit nombre des recherches entreprises. Les difficultés sont surtout le fait des embryogénies condensées ; certains organes sont volumineux dès leur début, leurs ébauches prennent naissance

avec une compacité souvent fort grande, et leur origine exacte n'est point aisée à reconnaître. En outre, la présence de réserves nutritives abondantes altère de beaucoup les procédés génétiques, et diminue encore les facilités d'étude. Dans cette occurrence, la connaissance préalable du développement des types inférieurs appartenant au même groupe rend de signalés services. Ces derniers possèdent, en effet, l'embryogénie la plus simple et la moins chargée ; ils sont donc en état de donner des résultats précis, dont la notion sert de guide pour se reconnaître parmi les dispositions altérées que présentent les types supérieurs. Aussi, toutes les fois où la chose est possible, il convient, pour bien connaître les particularités principales du développement d'un groupe quelconque, de se baser sur celles données par l'examen des formes les moins élevées, et de partir de ces premières études ; la marche méthodique ainsi suivie est celle de la nature même, puisque l'on remonte du simple au complexe.

L'expression *mêmes organes*, employée dans l'exposé de la loi, signifie *organes semblablement placés depuis leur début*. Il est, en effet, parmi les représentants d'un même groupe, des organes qui se ressemblent parce qu'ils accomplissent des fonctions identiques, tout en ayant des origines différentes. La condition essentielle en cela est la similitude de disposition par rapport aux autres appareils de l'économie, et non pas seulement la coïncidence dans l'état définitif, mais la similitude entière manifestée depuis l'apparition de l'organe jusqu'à son achèvement. Cette dernière considération aboutit à la troisième loi secondaire, ou de la fixité des connexions ; et ces deux lois de l'hérédité embryonnaire, celle de la fixité des rapports et celle de la constance d'origine, permettent de préciser les notions de l'*homologie* et de l'*analogie*. Les organes sont *homologues* lorsqu'ils ont même origine et même situation relative dans l'économie, quelles que soient leur structure définitive et leurs fonctions. Par contre, des organes sont *analogues* lorsqu'ils possèdent une

structure semblable et des fonctions identiques, bien que leur origine et parfois leur situation soient différentes ; dans ce cas, la similitude de la structure est étroitement liée à celle des fonctions.

La loi de la constance d'origine est exacte pour chacun des grands groupes naturels désignés par le nom d'*embranchements*. Elle cesserait d'avoir une telle précision si on voulait l'étendre à l'ensemble des animaux pluricellulaires ; les Protozoaires, les animaux unicellulaires, sont en cela presque hors de cause, car leur organisme ne comporte qu'un petit nombre d'appareils fort simples. En effet, certains systèmes de l'économie, comme les centres nerveux, par exemple, ont bien même provenance chez tous les Métazoaires, puisqu'ils dérivent toujours de l'ectoderme ; dans ce cas particulier, la constance d'origine ne cesse pas d'exister. Mais il n'en est point ainsi pour d'autres organes, et même pour certains feuilletts blastodermiques. Ainsi le mésoderme est tantôt un produit du protectoderme, et tantôt du protendoderme ; bien qu'elle occupe dès son début la même situation chez tous les animaux pluricellulaires, cette assise n'est pas homologue à elle-même dans la série entière. Aussi, quoique tout embranchement présente à cet égard une origine déterminée et fixe, cette unité ne se montre plus dans l'ensemble. En somme, la loi de la constance d'origine est vraie pour chaque embranchement, dans certains cas pour un groupe d'embranchements voisins, mais elle cesse de l'être parfois lorsqu'on veut l'appliquer à un même organe considéré chez tous les animaux. Une telle restriction est nécessaire pour conserver à la loi toute sa précision.

*Loi de la fixité des connexions. — Les organes de même origine conservent dans l'économie, et quelles que soient les modifications subies par eux, leur même situation relative.* — Cette loi, qui découle de la précédente, sert de base à l'anatomie comparée. Elle est due à E. Geoffroy Saint-Hilaire, qui a prouvé sa réalité avec une telle justesse et une telle

ampleur de vues que rien n'est à y ajouter dans l'état présent de la science ; tout au plus, à cause du nombre plus grand des résultats acquis, peut-on ajouter de nouveaux exemples à ceux connus de son temps.

La loi de la constance d'origine et celle de la fixité des connexions servent de guide dans l'étude des homologues. Il est, en effet, nécessaire, pour bien comprendre les affinités naturelles des êtres, de rechercher leurs organes homologues, car seuls ils donnent la mesure exacte des premières. Les appareils homologues, on l'a vu plus haut, sont ceux qui ont même origine ; pour être complète, l'homologie doit être double, et prise à la fois dans l'espace et dans le temps ; non seulement il est nécessaire que ces appareils aient un même début, mais il faut encore que les moments de leur apparition soient placés dans des phases correspondantes, synchrones, du développement embryonnaire. Un exemple de ces conditions indispensables est fourni par la notocorde. Les embryons des Vertébrés produisent d'une manière très précoce, aux dépens de leur endoderme, alors que les trois feuillets blastodermiques viennent à peine de se délimiter, une baguette rigide placée dans la région dorsale de leur corps : cette baguette est la notocorde. D'autre part, les embryons des Tuniciers donnent également naissance à un cordon semblable, en employant le même feuillet pour cette genèse, et lors d'une phase connexe de l'évolution embryonnaire. L'origine de cet organe est rigoureusement identique dans les deux cas ; elle l'est dans l'espace, puisque les deux notocordes proviennent de la face dorsale de l'endoderme ; et elle l'est dans le temps, car les deux ébauches se montrent à une même époque du développement. L'homologie est donc complète. Il n'en est point ainsi pour certaines expansions glandulaires de l'intestin des Annélides, que plusieurs auteurs veulent assimiler à la notocorde des Vertébrés. La ressemblance d'origine existe bien dans l'espace, mais non dans le temps ; les premières font leur apparition à une période très tardive de la morphogenèse individuelle, alors que la noto-



corde est, au contraire, très précoce. Une des conditions indispensables de l'homologie fait donc défaut dans cette circonstance; et, par suite, on ne peut logiquement admettre que ces deux appareils soient homologues.

De pareilles conséquences découlent également de la comparaison des appareils excréteurs des Vertébrés avec ceux des Annélides; tous deux ont, à peu de chose près, la même origine, et se développent d'une manière presque identique. L'homologie n'existe point cependant; car les uns, ceux des Annélides, sont très précoces, et les autres très tardifs. Ces derniers le sont même tellement que le Vertébré le plus simple, l'Amphioxus, en est dépourvu; cette absence est complète, car cet animal ne montre jamais, ni à l'état adulte, ni à l'état d'embryon, aucun vestige de ce système rénal. La concordance dans le temps fait donc défaut; et l'une des conditions de l'homologie n'étant point réalisée, cette dernière manque également.

L'homologie n'est pas autre chose que l'expression de la parfaite identité d'origine; or, cette identité, pour être réelle et exister vraiment, doit porter à la fois sur le temps et sur l'espace. Cette règle de logique prend, dans le cas des êtres vivants, une grande importance si on l'associe à la notion de l'évolution généalogique. Du moment où le développement embryonnaire est un résumé, une reproduction très rapide de cette dernière, de minimes différences chronologiques constatées dans celui-là correspondent à des différences énormes dans la morphogenèse ancestrale. La divergence prend alors des proportions extrêmes, et contribue à établir plus solidement ce principe de méthode biologique que l'homologie, pour être rigoureuse et précise, doit être cherchée dans le temps comme dans l'espace. Si la première condition fait défaut, l'homologie n'existe pas.

Il est nécessaire de tenir compte, dans cette étude, d'une nouvelle considération relative aux procédés par lesquels s'exerce le développement embryonnaire. Les évolutions condensées et celles à stases larvaires comportent, on l'a vu

dans le chapitre précédent (p. 232 et suivantes), des déplacements de divers organes dans le temps et dans l'espace ; ces déplacements, si on ne tenait d'eux aucun compte et si l'on se bornait à comparer les dispositions telles qu'elles se présentent, entraîneraient à des confusions inévitables et à des conclusions erronées. Aussi faut-il avoir soin autant que possible, dans la recherche des homologues, de n'opposer les uns aux autres que des développements condensés à d'autres développements condensés, et des embryogénies dilatées à d'autres embryogénies également dilatées. Et même, à cause des altérations qui se manifestent toujours dans les premiers, vaut-il mieux, lorsque la chose se peut, pour comparer entre eux des appareils appartenant à plusieurs groupes, choisir seulement les évolutions dilatées, et puiser en elles les circonstances principales.

L'établissement des homologues comporte donc plusieurs règles méthodiques indispensables ; la loi de la fixité des connexions en donne une autre, dont l'application est également des plus importantes. Du moment où les organes sont placés, les uns par rapport aux autres, dans une situation qui découle de leur origine, il faut, dans les comparaisons faites pour trouver les homologues, tenir compte de ces situations, et ne point considérer l'organe pris en soi, comme s'il était une chose isolée. L'abstraction en pareille matière conduit souvent à des erreurs. L'économie entière est disposée en vue d'une même fin, que tous les appareils contribuent à assurer ; ils sont unis les uns aux autres par leurs fonctions comme par leur position dans le corps ; cette liaison n'est point une quantité négligeable. Il est même utile de l'avoir sans cesse présente à l'esprit lorsqu'on veut parvenir à concevoir les causes d'une disposition organique déterminée ; suivant la structure sur laquelle elles s'exercent, des causes différentes peuvent produire des effets moins dissimilaires qu'elles ne le sont elles-mêmes, et réciproquement la même cause est capable de donner des résultats assez divergents les uns des autres, non entièrement identiques.

Cette absence de parallélisme entre la cause et l'effet découle de la manière d'être du corps entier ; les organes sont solidaires les uns des autres, et leurs rapports mutuels exercent une certaine influence sur la façon dont ils se comportent.

Ainsi, les deux lois de la constance d'origine et de la fixité des connexions trouvent leur application, avec les règles méthodiques qui découlent d'elles, dans la recherche des homologues. Cette recherche est la base essentielle d'une classification naturelle, car les homologues donnent les affinités réelles des êtres, et ces affinités constituent à leur tour les assises de la classification.

### § 3. Lois de l'embryologie dépendantes de l'adaptation.

I. LOI PRINCIPALE, OU DE L'ADAPTATION EMBRYONNAIRE. — *Les embryons sont capables de modifier provisoirement leurs dispositions organiques en les adaptant, dans la mesure de leurs moyens, aux circonstances dans lesquelles ils sont placés. Ces changements sont propres aux embryons, ne passent point aux adultes, et se transmettent par l'hérédité aux embryons des descendants.*

Pour bien comprendre les considérations sur lesquelles cette loi repose, il faut s'aider constamment du principe fondamental des sciences naturelles, du principe de Milne Edwards relatif à la division du travail, au perfectionnement par la différenciation. Le composé est, dans la structure des êtres, un perfectionnement du simple, un progrès sur ce dernier. Lorsqu'un embryon appartenant à un groupe déterminé possède des appareils qui lui sont propres, qui ne passent pas à l'adulte, et qui manquent à des embryons d'autres représentants du même groupe, on est en droit de penser que le premier est supérieur aux seconds. Cette supériorité vient de la présence dans son organisme de systèmes que les autres n'ont pas, et qui sont en surcroît de ceux que tous possèdent également. Ces systèmes, qui sont spéciaux aux embryons, car ceux-là seuls sont visés dans cette loi qui

ne se transmettent point à l'animal parfait, modifient, dans des proportions souvent considérables, la structure des organes qui sont conservés pour faire partie de l'économie définitive.

Les principaux de ces systèmes supplémentaires sont des réserves nutritives, des membranes de protection, des appendices locomoteurs ou défensifs. Leur existence altère forcément les dispositions des ébauches organiques destinées à persister, et les transforme souvent de manière à les rendre méconnaissables.

Les faits qui dénotent la réalité de ces altérations sont fort nombreux, et plusieurs d'entre eux ont été signalés dans un chapitre précédent (p. 230 et suivantes). Il suffit de comparer, dans chacun de ces groupes naturels qui sont assez vastes pour montrer des embryogénies de diverses sortes, dans chaque embranchement et parfois même dans chaque classe, les évolutions dilatées aux condensées, les larves accélératrices aux retardataires, pour se rendre compte de ces phénomènes.

Dans une évolution dilatée, les organes prennent naissance par autant d'ébauches, simples d'abord, qui se perfectionnent en augmentant de taille et se différenciant pour en arriver finalement à l'état adulte. Aucune partie n'est perdue dans ce développement ; tous les caractères sont conservés et amplifiés, sauf dans certains cas, dans celui, par exemple, de la queue des Tuniciers caducicordes, où des organes présents chez les types inférieurs et adultes du groupe manquent aux formes plus élevées. Ces appareils ne sont point à examiner ici, car sont seuls visés ceux qui appartiennent aux embryons sans jamais se montrer chez les adultes du groupe entier. Il n'en est point de même dans une évolution condensée. L'embryon contient dans son corps, ou appendue à lui-même, une réserve plus ou moins grosse de vitellus nutritif ; cette réserve fait partie de son organisme ; il l'utilise pour s'alimenter pendant qu'il subit ses modifications génétiques. La présence de cette vésicule nutritive

altère la structure de plusieurs systèmes de l'économie. Les ébauches de ces derniers, comparées à leurs correspondants des développements dilatés, diffèrent parfois d'elles d'une manière considérable, tout en aboutissant à une même fin, à un même état définitif. Ces changements consistent en omissions et en déplacements. Un des exemples principaux, parmi ceux déjà signalés dans le précédent chapitre, et des mieux connus, se rapporte au cœur des Vertébrés; l'ébauche de cet organe est simple lorsque l'œuf contient une quantité relativement minime de deutolécithe, de telle sorte que l'intestin puisse se fermer de bonne heure; par contre, l'ébauche est double lorsque l'intestin reste pendant longtemps ouvert en dessous. Il est inutile d'insister ici plus longuement sur des particularités déjà décrites dans cet ouvrage, et qui seront du reste rappelées plus loin, lors de l'étude des lois secondaires de l'adaptation embryonnaire. Le fait est hors de conteste; certains embryons possèdent des dispositions à eux spéciales, qui ne sont point transmises à l'adulte, tout en étant reproduites héréditairement chez tous les embryons des générations successives, et qui altèrent la part de structure destinée à se conserver d'une manière définitive.

Ces dispositions supplémentaires constituent un progrès. Tout perfectionnement étant, chez les êtres vivants, le résultat d'une adaptation maintenue par l'hérédité, ce progrès est dû, *a priori*, à une adaptation embryonnaire. Il est possible, du reste, de faire la démonstration d'une autre manière, en examinant de quelle façon se comportent ces caractères supplémentaires. Ils sont toujours placés dans une dépendance étroite vis-à-vis des conditions dans lesquelles l'embryon se trouve situé. S'ils consistent en réserves nutritives, ou en appareils (placenta) permettant à la mère d'alimenter directement ses descendants, ils existent chez des embryons immobiles souvent, auxquels ils permettent de se nourrir sans se déplacer. S'il s'agit d'appareils locomoteurs, on les trouve chez des larves agiles; et ainsi de suite. Le rapport de cause à effet s'impose donc; du moment où

l'adaptation est une propriété inhérente à la matière vivante, les embryons sont capables de la posséder, tout comme ils l'auront à l'état adulte; et, dans ce cas, le seul moyen de se rendre compte de l'existence de ces dispositions supplémentaires est de les expliquer par l'adaptation. Cette dernière produit donc, chez les embryons, des résultats distincts de ceux qu'elle donne chez les adultes, et qui ne se confondent pas avec eux.

Parmi ces caractères en surcroît, les uns sont dus à une adaptation vraiment propre à l'embryon, et les autres à une adaptation particulière du générateur. Celle-ci a pour effet l'accumulation dans l'œuf de réserves nutritives; cette présence est indépendante de l'embryon, puisque ce dernier n'a pas encore pris naissance. Le générateur seul est en cause; plusieurs de ses cellules sexuelles absorbent leurs voisines, se nourrissent aux dépens des liquides nutritifs placés à leur portée, deviennent volumineuses, et renferment par suite un deutolécithe abondant; l'embryon utilisera plus tard ce vitellus, et l'emploiera pour sa nutrition. En pareille matière, l'embryon n'est point à invoquer; l'effet constaté est occasionné par une adaptation de nature spéciale, qui s'exerce sur la seule partie génératrice du générateur, dans le but de fournir une alimentation au descendant futur.

Tout différents sont les autres caractères supplémentaires de l'embryon, comme l'existence d'appendices locomoteurs particuliers, celle des membranes amniotiques, de stases larvaires, etc. Ces dispositions résultent d'une adaptation propre à l'embryon, dans laquelle le générateur n'intervient pas, ou n'intervient que pour contribuer à une part de l'édification. L'embryon emprunte à ses ébauches organiques des régions destinées à être développées dans un certain sens et d'une certaine manière; ces régions constituent alors des appendices, dont le petit être se sert pour se plier aux exigences des milieux extérieurs, après quoi elles disparaissent, vers la fin du développement embryonnaire, et ne passent point à l'adulte. La présence d'organes supplé-

mentaires est d'ordinaire liée à une différence de modes de vie entre l'adulte et l'embryon ; il est donc permis de croire que la première est un résultat de la seconde.

Ainsi, d'après les considérations précédentes, certains embryons présentent dans leur organisme deux sortes de dispositions, ou de *caractères* : les uns *entiers*, qui persistent en se différenciant, et passent à l'adulte ; les autres *embryonnaires*, qui sont propres au petit être, et disparaissent au moment où l'état définitif va être atteint, ou bien avant cet instant. Certains caractères entiers sont également capables d'atténuation ou même d'atrophie ; mais ils se distinguent des véritables dispositions embryonnaires en ce que cette atrophie existe seulement chez divers représentants du groupe considéré, et non chez d'autres. Les vrais caractères embryonnaires offrent toujours cette particularité commune de ne se maintenir dans aucun cas, quels que soient les individus qui les présentent. Ainsi, la queue des larves de Tuniciers, qui tombe vers la fin du développement, est un exemple de caractère entier ne persistant pas ; par contre, les réserves nutritives, les membranes amniotiques, sont des caractères embryonnaires stricts, car, partout où on les rencontre, on les voit disparaître avant que l'état adulte ne soit atteint.

Si l'on se bornait à l'examen des phases embryonnaires d'un groupe restreint d'animaux, d'une espèce, d'un genre, ou même d'une famille et souvent d'un ordre, il serait impossible de décider si tel caractère ambigu est entier ou embryonnaire ; l'embryogénie se comportant, à peu de chose près, d'une manière semblable dans l'étendue complète de ces groupes, elle serait presque étudiée en soi, et ne prêterait à aucune conclusion. La comparaison seule des types entre eux permet d'arriver au but. Les particularités du développement servent pour distinguer les unes des autres des sections d'une grande amplitude, des embranchements ou des classes ; aussi, pour connaître la valeur propre de chacune d'elles, est-il nécessaire d'embrasser la série complète

et de comparer par suite, sous ce rapport et entre eux, les divers ordres d'une classe ou les diverses classes d'un embranchement. Cette comparaison, aidée par la notion que les êtres les plus simples présentent le moins de ces dispositions embryonnaires, résout la difficulté; elle montre, parmi tous les caractères, ceux qui servent vraiment à édifier la structure définitive, et ceux qui bornent leur rôle à aider au développement sans y contribuer d'une façon pleine et entière.

Ainsi, dans le groupe des Vertébrés, si l'on étudiait seulement l'évolution embryonnaire des Reptiles et des Oiseaux, et si l'on en restait là, il serait impossible de décider au sujet de la valeur réelle de la double ébauche du cœur. S'agit-il en ce cas d'un caractère entier ou d'une disposition embryonnaire spéciale? Les réponses en faveur de l'une ou de l'autre opinion seraient également hasardées. Mais en comparant les faits offerts par les Reptiles et par les Oiseaux aux phénomènes du même ordre présentés par les autres Vertébrés, et se basant sur ceux montrés par les moins élevés de l'embranchement, la solution s'impose. L'ébauche du cœur est unique dans la règle; sa forme double constitue un caractère embryonnaire propre à certaines classes élevées du groupe, et dont les autres sont privées. Un second exemple de l'importance de la comparaison est donné dans le cas de la queue portée par les larves des Tuniciers caducicordes. Cet appendice disparaît au moment où la structure définitive commence à se manifester; une telle atrophie est une probabilité en faveur de l'opinion qui ferait considérer la présence de cet organe comme un caractère embryonnaire. Cependant, par la comparaison des Tuniciers caducicordes avec les Appendiculaires, qui représentent les types les plus simples de l'embranchement, on arrive à ce résultat que le caractère mis en cause est entier. Les larves des Appendiculaires possèdent une queue, qui leur sert pour nager; de plus, cet appendice persiste dans l'âge adulte, et ne cesse pas d'exister; cette disposition, offerte par les êtres les moins élevés,



est fondamentale par conséquent. La présence de cet organe chez les larves des Caducicordes n'est pas l'effet d'une adaptation embryonnaire particulière; elle découle directement des phénomènes montrés par les Appendiculaires.

Une telle classification des caractères fournis par l'embryogénie ressort donc des faits et de leur comparaison. En suivant toujours la méthode qui est employée avec constance dans cet ouvrage, les faits et leurs conclusions immédiates étant donnés, on peut leur appliquer la notion subjective de la généalogie, pour s'élever à la conception de l'origine de ces phénomènes et de sa place dans le temps. Le raisonnement fournit alors les considérations suivantes. Ces deux types de caractères sont également transmis par l'hérédité, et se reportent de même des générateurs aux descendants. Seulement, une différence considérable s'établit entre eux, relative à leur provenance. Les caractères *entiers* reproduisent, dans la morphogenèse individuelle, des dispositions organiques présentées par les ancêtres alors qu'ils étaient *adultes*, et qu'ils avaient achevé leur évolution embryonnaire; ils résument la morphogenèse ancestrale, telle qu'elle s'est établie au cours des âges, c'est-à-dire par l'accumulation des adaptations individuelles acquises durant la vie entière des êtres mis en cause, et surajoutées les unes aux autres. Par contre, les caractères *embryonnaires* consistent en un retour de modifications adaptatives acquises par les ancêtres alors qu'ils étaient des *embryons*, et reportées aux embryons des descendants sans se montrer jamais durant les phases adultes. Ces deux sortes de particularités, également possédées par les ancêtres, dont l'une est propre aux embryons, et l'autre aux adultes, se transmettent de même par l'hérédité, non seulement dans l'espace, mais encore avec toutes leurs dispositions relatives au temps. Cette série d'inductions permet de comprendre toute la valeur qui s'attache à la connaissance exacte et rigoureuse des caractères entiers, toutes les fois où l'on veut concevoir l'évolution généalogique d'un groupe d'êtres.

La loi principale de l'adaptation embryonnaire comporte deux corollaires, qui en découlent nécessairement. Leur démonstration ressort des considérations exposées dans les pages précédentes. — Le premier peut être ainsi formulé : *Les procédés employés par un embryon dans son développement dépendent de la quantité des réserves nutritives qui lui sont directement fournies, soit par l'œuf dont il provient, soit par le générateur qui le contient.* Plus cette quantité est grande, plus l'alimentation est assurée de ce fait sans que l'embryon ait à se déplacer, et plus l'embryogénie est condensée. — Le second corollaire porte sur les données suivantes : *Les procédés employés par un embryon dans son développement dépendent de l'action des milieux qui l'entourent.* Ce corollaire s'applique aux larves, qui subissent des métamorphoses extérieures. Dans le cas où ces dernières sont de courte durée, les modifications adaptatives des larves sont peu importantes. Le contraire a lieu dans le cas opposé, lorsque la vie libre persiste pendant un temps assez long avant que l'état adulte ne soit atteint ; les changements secondaires sont alors plus nombreux, de valeur plus grande, et altèrent parfois de beaucoup les dispositions normales possédées par l'embryon. Les monstruosité d'origine embryonnaire, c'est-à-dire les faits relatifs à la *tératogénie*, rentrent également dans ce deuxième corollaire.

## II. LOIS EMBRYOLOGIQUES SECONDAIRES RELATIVES A L'ADAPTATION.

— Ces lois découlent de l'étude des phénomènes décrits dans le chapitre traitant des formes embryonnaires (page 232 et suivantes) ; il suffira donc de les rappeler ici, pour les mettre en leur vraie place, et pour montrer l'importance des notions qui résultent de leur comparaison. Les lois secondaires de l'adaptation sont au nombre de trois : l'une est relative à l'*omission* de certaines phases, et l'autre au *déplacement* de plusieurs autres phases, parmi celles qu'offrent les développements à caractères adaptatifs ; la dernière enfin porte sur la *répartition* de ces développements.

*Loi de l'omission. — Dans les embryogénies condensées, plusieurs des phases normales du développement des organes sont omises et ne se présentent pas.*

Les faits qui concourent à démontrer la réalité de cette loi sont des plus nombreux, et se trouvent dans toutes les évolutions embryonnaires condensées. La quantité des phases omises varie suivant l'importance des causes qui déterminent leur absence, et reste dans un rapport direct avec elle ; ainsi, parmi les représentants d'un même groupe, ceux qui contiennent dans leurs œufs une plus grande abondance de réserves nutritives présentent également l'abréviation la plus forte.

D'ordinaire, les états disparus sont ceux qui tiennent aux premières dispositions des organes ; on remarque, en effet, que les omissions s'adressent de préférence à la genèse des feuilletts blastodermiques, et à celle des ébauches primitives des principaux systèmes. En outre, cette disparition n'est pas égale pour tous les appareils ; elle est plus prononcée chez les uns que chez les autres, et cette dissemblance varie souvent, pour un même système de l'économie, suivant les groupes d'animaux.

*Loi du déplacement. — Dans les embryogénies condensées, plusieurs des phases normales du développement sont déplacées dans le temps, et plusieurs des états présentés par les ébauches des organes sont déplacés dans l'espace.*

Cette loi offre les mêmes variations que la précédente. L'importance des déplacements est d'autant plus considérable que les causes de la condensation embryonnaire, réserves nutritives ou autres, sont elles-mêmes plus prononcées ; les déplacements sont aussi très inégaux suivant les divers organes ; ils portent sur les uns et non sur les autres, et touchent de préférence aux premières phases du développement. L'origine de cette inégalité entre les appareils doit être cherchée, sans doute, dans la présence de ces dispositions qui constituent les caractères embryonnaires, car ces dispo-

sitions supplémentaires gênent l'évolution normale de certains organes, et n'agissent pas ainsi sur d'autres.

La loi du déplacement embryonnaire comprend deux parties, dont l'une est relative à l'*espace*, et l'autre au *temps*. Les exemples de déplacement dans l'espace sont très nombreux; celui donné par l'ébauche du cœur des Vertébrés, simple dans un cas, double lorsque l'embryogénie est condensée, est un des plus dignes d'attention. Cette sorte de changements porte sur les états mêmes des organes, sur les formes qu'ils possèdent au moment de leur genèse, ou dans les premiers instants de leur évolution embryonnaire.

Le déplacement dans le temps se réduit à une hétérochronie; l'organe, au lieu d'apparaître et de se développer dans les mêmes relations de temps avec ses voisins que pour les embryogénies dilatées, se montre plus tôt ou plus tard. Dans le premier cas, le déplacement est une *précocité*, et un *retard* dans le second.

Par la précocité, les phases embryonnaires se manifestent plus tôt; ce phénomène se combine souvent avec celui de l'omission, qui en est du reste une exagération. Ainsi, chez les Annélides, et lorsque le développement est dilaté, les bandelettes mésodermiques commencent par être petites, puis grandissent peu à peu jusqu'à occuper toute la longueur du corps; par contre, dans les évolutions condensées, elles sont, dès leur apparition, assez volumineuses pour s'étendre d'une extrémité de l'embryon à l'autre, et atteignent précocement un état auquel elles ne devraient parvenir qu'avec lenteur. Les autres exemples de précocité sont loin d'être rares; et les études d'embryologie comparée en montrent souvent.

Dans d'autres cas, tout aussi fréquents que les premiers, et peut-être plus encore, les phases sont retardataires. La substitution du développement massif au développement creux, à laquelle est consacrée une partie du chapitre relatif aux formes embryonnaires (p. 234 et suivantes), rentre dans cette sorte d'altérations; la cavité de l'organe, au lieu d'apparaître en même temps que les premières ébauches de ce

dernier, se creuse tardivement, alors que ses parois ont pris déjà une certaine extension.

*Loi de la répartition. — D'ordinaire, les embryogénies condensées, ou les développements larvaires à stases, appartiennent à des formes élevées d'un groupe, et non aux formes les plus simples.*

Cette loi ressort de la comparaison des types inférieurs avec les types supérieurs de chaque groupe. Il est également possible de la concevoir d'après les notions connues ; du moment où la présence de dispositions adaptatives constitue pour l'embryon un perfectionnement de sa structure, et un avantage dans l'accomplissement de ses fonctions vitales, ces dispositions doivent, de toute nécessité, exister de préférence chez les formes élevées et non chez les plus simples. La loi de la répartition conduit à formuler les corollaires suivants :

1° Dans un même groupe, les types les plus complexes présentent d'ordinaire un développement condensé ou des embryons à stases, alors que les types inférieurs offrent un développement dilaté ou moins condensé ;

2° Lorsqu'un même groupe contient des types parasites et d'autres qui ne le sont pas, les premiers subissent d'ordinaire un développement plus condensé que les seconds ;

3° Lorsqu'un même groupe contient des types dont les uns se développent dans l'eau et les autres sur terre, l'évolution embryonnaire de ces derniers est plus condensée que celle des premiers.

---

# CHAPITRE X

## ESSAI D'UNE CLASSIFICATION EMBRYOLOGIQUE DES ANIMAUX.

### § 1. Méthode naturelle.

**I. GÉNÉRALITÉS.** — Il est nécessaire de classer les êtres organisés, de les répartir en des groupes définis, et cela, non seulement pour mettre de l'ordre dans les notions que nous avons sur eux, mais encore pour bien apprécier leurs relations en les rapprochant d'autant mieux que leurs ressemblances sont plus grandes. Par le moyen d'une classification, le monde des animaux ne paraît point correspondre à un assemblage immense et confus d'êtres divers, mais se présente comme une somme de quelques grands groupes, formés eux-mêmes de plusieurs groupes secondaires, qui se subdivisent à leur tour, et ainsi de suite; l'esprit embrasse à la fois l'ensemble et les détails, remonte de ceux-ci à ceux-là, met chaque chose en sa place et, par là, conçoit bien mieux sa valeur réelle. Une classification méthodique doit non seulement être un cadre où tous les animaux se disposent avec régularité, mais où, en surplus, ils s'arrangent suivant leurs affinités; il lui faut à la fois servir de catalogue et exprimer les relations naturelles.

Aussi est-il nécessaire à une classification, pour être logique, de se baser sur tous les caractères suivant leur valeur propre. Si l'on se borne, pour l'établir, à ne considérer qu'un seul caractère ou qu'un seul groupe de particularités données, si l'on ne s'adresse, par exemple, qu'à un organe déterminé pris chez tous les animaux, ou qu'à la structure définitive des êtres, la classification devient artificielle, sys-

tématique, et ne concorde pas avec les affinités réelles. Il convient de tenir compte de toutes les dispositions des individus, de celles propres aux embryons comme de celles spéciales aux adultes, et d'accorder à chacune d'elles sa valeur personnelle, suivant son origine, la date de son apparition, et la marche de son développement jusqu'à l'état parfait. L'établissement d'une classification naturelle est une application des lois embryologiques, en insistant de préférence sur la recherche des homologues.

La notion de l'évolution généalogique et celle de la continuité des êtres dans le temps ne constituent pas une difficulté dans ce genre d'études. Bien que les êtres organisés, qui vivent à une époque donnée, soient les descendants perfectionnés de ceux qui vivaient avant eux, bien qu'une classification complète doive contenir les uns et les autres, le nombre de ces ancêtres disparus, et qui n'ont laissé aucun vestige, est si grand que des démarcations très nettes partagent le règne animal en groupes tranchés et d'importances diverses. Et en supposant même que ces ancêtres soient connus, que nous puissions embrasser la lignée complète des prédécesseurs de chaque individu, il serait encore nécessaire de faire une classification, afin d'avoir des repères et de s'orienter dans l'ensemble immense des êtres.

Beaucoup d'auteurs actuels tâchent, en établissant une classification, d'exprimer la généalogie des groupes qu'ils étudient. Cette préoccupation est parfois poussée un peu trop loin. L'évolution généalogique n'est pas connue d'après l'observation directe ; on n'a sur elle que des notions tirées du raisonnement, et bien incomplètes ; sa réalité est hors de doute, mais les procédés qu'elle a employés pour se manifester sont ignorés pour la plupart ; il est impossible d'avoir sur eux des idées précises. L'embryologie, le principal recours en cette circonstance, donne certaines phases de cette évolution, en laissant dans l'ombre, à cause de la rapidité du développement individuel, toutes les particularités secondaires. Bien plus, certains animaux, les Arthropodes

par exemple, qui subissent des embryogénies condensées, sont par suite incapables de donner exactement les dispositions ancestrales ; et l'on doit concevoir ces dernières d'après des comparaisons avec les faits correspondants présentés par d'autres êtres. Les documents tirés de l'examen des embryons ne reproduisent qu'une minime partie des phénomènes de l'évolution généalogique ; cette partie est, il est vrai, la plus importante, mais elle n'est pas cette évolution entière. Aussi le but d'une classification ne peut-il être seulement d'établir une notion toute subjective, et qui sera, en outre, toujours incomplète.

Une classification, pour être précise et rigoureusement exacte, doit être entièrement objective, c'est-à-dire doit se borner à exprimer les qualités des objets auxquels elle s'applique ; c'est là le but immédiat et réel. Il est ensuite possible de se représenter la généalogie d'après cette classification ; mais le sentiment que l'on a sur elle est alors en sa véritable place, puisqu'il résulte d'un raisonnement opéré sur une comparaison d'objets matériels. La classification est hors de ce raisonnement, et n'est pas confondue avec lui ; la certitude que l'on a de la première est complète, car elle est dégagée de toute partie abstraite. Le défaut à éviter en pareille circonstance est le mélange de faits matériels avec des données subjectives ; ce mélange entraîne parfois à accorder aux secondes une importance égale à celle des premiers, et à produire une confusion qui enlève à la classification sa valeur précise.

Une classification méthodique doit exprimer toutes les affinités naturelles. Le but, pour l'établir, est donc la recherche de ces dernières. Comme nos documents à cet égard ne sont pas encore bien nombreux, comme parfois des résultats tenus pour vrais sont reconnus ensuite pour entachés d'erreur, les études, sous ce rapport, ne sont pas bien avancées et prêtent à discussion. Cependant, la science actuelle permet déjà de s'orienter parmi les résultats acquis, et de discerner les relations naturelles, au moins



pour les grands groupes, pour la plupart des embranchements et pour les principales des classes qu'ils contiennent.

Les affinités, pour être exactes, se rapportent nécessairement à toutes les particularités des êtres mis en cause ; il faut que la comparaison soit complète pour qu'elle acquière son entière précision. Or, les divers détails de la structure sont fournis par l'anatomie, par la paléontologie, et par l'embryologie ; ces trois branches de la science ont une valeur inégale dans la recherche de ces relations. L'anatomie comparée donne souvent des indications précieuses, mais forcément restreintes, puisque l'adulte seul est examiné par elle ; tous les changements de formes subis par l'individu dans son développement sont mis à part, et nul compte n'en est tenu. La paléontologie est de portée encore plus étroite ; sauf pour les Vertébrés, qui ont laissé de nombreux fossiles, et dont l'étude est des plus importantes pour connaître les affinités naturelles des principales classes de ces animaux ; sauf encore pour les Mollusques, les Échinodermes et plusieurs autres êtres, cette science ne peut jouer un rôle prépondérant dans la classification des autres groupes, car les faits qu'elle renferme sont alors en trop minime quantité. Les caractères tirés de l'embryologie sont les plus nombreux de ceux dont il est permis de se servir pour édifier les classifications ; les dispositions des êtres sont très variées durant leur passage à l'état embryonnaire ; chacune d'elles a sa valeur propre, dont il faut tenir compte. Aussi, en faisant la somme de toutes les particularités offertes par les individus depuis leur extrême commencement jusqu'à leur fin, on voit que la majeure partie d'entre elles est donnée par l'étude du développement.

La haute importance de l'embryologie en pareil cas se déduit directement de la simple comparaison des faits. Elle apparaît tout aussi bien si l'on tient compte de l'évolution généalogique ; puisque la morphogenèse individuelle est un résumé de cette dernière, elle est le principal guide pour aider à concevoir les relations naturelles établies entre les

êtres dans le temps. L'anatomie comparée donne seulement les dernières périodes de cette évolution, celles qui ont persisté jusqu'à la nature actuelle; l'embryologie fournit les principales des autres. Ainsi, par le seul examen des faits, la grande valeur du rôle joué par l'embryologie dans l'établissement d'une classification naturelle se trouve être démontrée. Il en est de même lorsqu'on raisonne d'après la notion de l'évolution généalogique.

II. MÉTHODE. — Deux choses sont à considérer dans les recherches méthodiques qui conduisent à édifier une classification naturelle : la marche même suivie, et les procédés par lesquels on exprime la classification à laquelle on est arrivé.

*Marche à suivre.* — Les notions exposées dans ce chapitre s'appuient sur les considérations déjà données lors de l'étude des lois embryonnaires, et surtout de celles relatives à la constance d'origine et à la fixité des connexions (p. 344 et suivantes). Les règles auxquelles il est fait allusion étant déjà acquises, il est aisé de comprendre la marche suivie pour établir avec méthode et logique une classification.

Dans ce but, tous les faits constatés, et dont il est nécessaire de se servir, sont des *caractères* sur lesquels on s'appuie pour parvenir au résultat cherché. Parmi ces caractères, les uns expriment des analogies, et les autres des homologues; ces derniers seuls sont mis en cause, car ils tiennent à l'identité d'origine, et laissent de côté les altérations secondaires causées par les changements de fonctions. Les homologues seules expriment les affinités réelles, et ce sont elles qu'il faut découvrir; leur connaissance est procurée par l'embryologie.

Les caractères ne sont pas tous d'égale valeur, et chacun d'eux doit être pris suivant son importance; le principe de leur *subordination* trouve ici son application. La comparaison complète, dénotant les homologues dans le temps, dans

l'espace, et dans les connexions, est le seul guide pour apprécier les valeurs relatives des caractères les uns par rapport aux autres. Le guide n'est sûr cependant qu'à la condition d'être employé en entier; si l'on se borne à comparer un organe au détriment des autres, ou une phase à l'exclusion de ses voisines; si l'on élague plusieurs particularités pour en retenir certaines, la méthode est faussée. La comparaison doit être complète pour être rigoureuse et exacte; tous les organes de l'individu sont nécessairement mis en cause, et depuis leur origine jusqu'à leur état définitif, avec toutes les relations de temps et lieu.

La valeur des caractères se mesure d'après leur répartition. Plus une disposition homologue est répandue, plus elle est importante. Ainsi les embryons de *tous* les Vertébrés possèdent une notocorde, sans aucune exception; on est donc conduit à donner une prééminence à cette particularité, et à se servir d'elle pour rechercher les relations naturelles des Vertébrés avec d'autres animaux. En outre, *presque* tous les Vertébrés ont un crâne; ce caractère est également d'une grande supériorité, mais moindre que celle du précédent; on se sert de lui pour diviser le groupe en deux sous-embranchements: celui des Vertébrés pourvus d'un crâne, et celui des Vertébrés privés d'un tel appareil.

Les mêmes faits n'ont pas des valeurs égales partout. Ainsi le nombre des antennes est très important à considérer chez les Arthropodes, car chacun des chiffres constatés est répandu avec régularité chez un certain nombre de représentants de cette série, sans aucune variation en plus ni en moins; il n'en est pas de même pour les Annélides, où ce chiffre varie de famille à famille, et parfois de genre à genre. La même disposition ne peut donc servir indistinctement de base aux classifications de tous les groupes. Chacun de ces derniers doit être examiné à part, comme s'il était seul; ses caractères sont étudiés en eux-mêmes; et, de leur comparaison, on déduit le plus important, c'est-à-dire le plus répandu, et le plus constant. Ces particularités princi-

pales servent alors pour établir les affinités avec les types voisins, et pour s'élever par là à des groupements de plus en plus vastes.

Donc, la marche logique se réduit aux deux études suivantes : la recherche des caractères, et leur comparaison mutuelle destinée à faire apprécier leur valeur relative, le plus important d'entre eux étant le plus fréquent. Et, en surplus, la recherche doit être complète, c'est-à-dire exprimer, pour chaque fait donné, toutes ses particularités d'origine, de dispositions successives dans le temps et dans l'espace, et de connexions.

Les caractères offerts par les êtres sont de fréquence, et, par suite, de valeur fort inégales. En suivant la série des plus répandus aux plus restreints, on établit une série parallèle à celle que l'on obtient en partant des premières phases du développement pour aboutir, à travers les différents groupes, aux plus minimes des dispositions anatomiques. La série qui commence à l'ovule passe par les feuilletts et leurs divers modes de formation puis par les procédés génétiques des grands systèmes organiques, et ainsi de suite, va d'un phénomène des plus constants jusqu'aux plus réduits des détails de l'économie de chaque individu. Et cette série est à son tour parallèle à celle qu'exprimerait une classification allant du groupement le plus vaste aux plus petits ensembles d'individus, du sous-règne des Métazoaires aux espèces contenues dans ce sous-règne, en passant par les embranchements, les classes, les ordres, et les autres séries de valeur décroissante.

Les animaux sont d'autant plus semblables les uns aux autres qu'ils sont moins avancés dans leur développement ; les caractères présentés par eux sont par suite d'autant plus fréquents et d'autant plus importants, qu'ils se rapportent à une phase plus jeune de l'embryogénie. Toutes ces notions s'accordent pour faire concevoir que, dans une classification naturelle, les groupes les plus vastes sont caractérisés par les premières des dispositions de l'embryon, et que l'étendue

d'un groupe diminue à mesure qu'il s'appuie sur des particularités de plus en plus tardives. L'établissement du sous-règne des Métazoaires est basé sur la présence d'un ovule au début même de toute évolution embryonnaire, comme sur le fait que l'organisme de ces êtres est pluricellulaire durant les autres moments de l'existence. Les deux grandes séries des Métazoaires, les Cœlentérés et les Cœlomates, sont caractérisés par la nature différente de leur mésoderme ; ces différences s'établissent dès l'apparition de ce feuillet blastodermique, et ne cessent ensuite d'exister. Les dispositions propres à chaque embranchement des Cœlentérés, ou des Cœlomates se manifestent tout de suite après la formation des feuilletts, et sont présentées par les premiers organes qui se façonnent à leurs dépens. En remontant ainsi la série des phases de l'évolution embryonnaire, et en se rapprochant de l'état adulte, on trouve des phénomènes de moins en moins étendus, de plus en plus restreints, qui servent à caractériser des groupes de plus en plus petits. On arrive ainsi aux assemblages les plus étroits, aux ordres, aux familles, dont les particularités n'apparaissent que vers la fin du développement pour atteindre leur complète expansion dans l'âge adulte ; et l'on termine par les genres, les espèces, et les subdivisions de ces dernières, qui sont basées sur des dispositions propres à un chiffre relativement faible d'individus.

La simple étude des faits, et leur comparaison, permettent donc d'aboutir à la méthode qui vient d'être exposée. En quittant ces données qui résultent de l'observation directe, et en s'adressant à la notion généalogique, on aboutit aux mêmes lois. Les êtres ont évolué en se perfectionnant dans des sens divers et par une différenciation croissante, en allant du simple au composé. Or les caractères les plus fréquents sont en même temps les plus simples, et les premiers venus dans le développement embryonnaire ; ils sont donc aussi, sans doute, les premiers apparus dans la morphogenèse ancestrale. Une classification qui remonte du simple au

complexe, qui donne à chacun des groupes une amplitude d'autant plus grande que les caractères sur lesquels il s'appuie sont plus proches du début de l'embryogénie, et plus fréquents, concorde bien avec la conception qu'il nous est permis d'avoir de l'évolution généalogique, en la comprenant d'après le principe du perfectionnement par la division du travail.

Ces considérations aboutissent à une conclusion dernière, qui les résume. Une classification naturelle doit être appuyée sur tous les caractères offerts, et d'après leur valeur propre. Partant, les faits tirés de l'embryologie sont les seuls à invoquer lorsqu'il s'agit de discerner les grands groupes, les embranchements, et parfois même les classes ; l'anatomie commence à jouer un rôle important dans la distinction mutuelle de la plupart des classes, et sert presque seule à caractériser les groupes plus restreints, depuis les ordres jusqu'aux espèces. L'embryologie et l'anatomie concourent donc, chacune pour leur part, et dans la limite de l'importance des notions qu'elles procurent, à fournir les bases de la classification.

Il ne reste plus qu'à établir une dernière restriction, qui ressort déjà suffisamment de la lecture des deux chapitres précédents, et sur laquelle il sera, par suite, inutile de trop insister. Dans la mesure du possible et toutes les fois où il s'agit de rechercher les caractères offerts par un développement quelconque pour en tirer la notion d'homologies, les embryogénies condensées doivent être mises à part. Les dispositions des organes sont altérées par la présence des réserves nutritives, ou par celle des appareils propres à l'embryon ; en conséquence, elles ne peuvent être comparées à celles qui n'ont subi aucune modification de ce genre. Autant que cela est permis à l'observateur, lorsqu'un même groupe contient des types à évolution dilatée et d'autres à évolution condensée, il est nécessaire, pour connaître exactement les caractères réels du groupe et les apprécier à leur valeur, de s'adresser à ceux qui, n'étant point transformés

secondairement, se trouvent seulement dans les embryogénies dilatées.

Ainsi, la méthode employée pour établir une classification naturelle ne comporte qu'un petit nombre de règles, qui dictent la ligne de conduite à tenir. Une classification exacte est l'expression des affinités naturelles ; ces dernières résultent des homologues, c'est-à-dire de l'identité d'origine dans l'espace et dans le temps. Tous les caractères présentés à cet égard par les individus entrent en ligne de compte, avec toutes les particularités qui leur appartiennent. De la comparaison complète exercée sur ces caractères découle la notion de leur valeur inégale, cette valeur étant d'autant plus grande que la disposition à laquelle elle s'applique est plus répandue et appartient à une phase plus jeune de l'existence. Les caractères étant ainsi subordonnés les uns aux autres, les plus importants d'entre eux servent pour établir les groupes les plus vastes, et les secondaires s'appliquent aux groupes plus restreints.

La simple énumération des conditions nécessaires pour établir un classement naturel des êtres montre combien la science est éloignée encore de ce but ; la connaissance de tous les caractères de tous les groupes est une circonstance qui ne se réalisera pas de sitôt ; et plusieurs générations de naturalistes se succéderont avant qu'on y parvienne, si l'on y arrive jamais. Cependant une chose est à noter ; les caractères prépondérants sont tirés de l'embryologie, et se trouvent être les plus fréquents, aussi sont-ils les plus accessibles, et la plupart d'entre eux se trouvent acquis, tout au moins dans leurs grands traits. La science moderne peut donc concevoir la division du règne animal entier en ses principaux groupes ; concevoir seulement, mais non préciser encore, car beaucoup d'observations sont contradictoires en pareil cas, ou incomplètes. Les embranchements les plus importants, souvent même les classes qu'ils contiennent, ont ainsi leurs caractères arrêtés, et leurs affinités naturelles avec les autres types se laissent deviner. •

*Expression de la classification.* — Étant donnée une série composée par la réunion d'un certain nombre de groupes secondaires, la classification est exprimée d'une manière diagrammatique par le moyen de tableaux, dans lesquels les êtres sont placés, autant que possible, suivant leurs affinités, les plus proches dans la nature étant les plus voisins dans l'énumération qu'on en fait.

Le procédé le plus employé, qui est en même temps le plus rapide et le plus commode, est celui des *tableaux linéaires*. Les groupes de même valeur sont rangés suivant des files verticales, et reliés les uns aux autres, d'après leurs rapports, par des accolades qui les rassemblent en sections d'importance de plus en plus grande ; d'accolades en accolades, on remonte jusqu'au type le plus vaste. Ainsi, pour exprimer la subdivision d'un embranchement en sous-embranchements et en classes, on dispose tout d'abord trois séries verticales, dont l'une contient l'embranchement seul, l'autre les sous-embranchements et la dernière les classes. Toutes les classes du même sous-embranchement sont comprises dans une accolade, et tous les sous-embranchements sont également reliés par une autre accolade, qui se rattache au nom de l'embranchement. L'œil parcourt ainsi, avec une continuité parfaite, les séries divergentes des groupes, allant du plus étendu aux plus restreints, en suivant les diverses voies qui, partant du premier, vont aboutir aux seconds.

Cette sorte de tableaux a pour avantage d'indiquer avec précision la valeur relative de chacun des groupes considérés ; mais il ne marque pas toujours les affinités naturelles. Dans beaucoup de cas, comme l'établissement d'un tel diagramme comporte des divisions tranchées, quelques-uns des types sont placés au-dessus ou au-dessous de formes assez différentes, qui appartiennent à une autre section de la série principale. Aussi plusieurs auteurs contemporains, et notamment E. Hæckel, ont-ils essayé de corriger cette difficulté en exprimant la classification au moyen de tableaux dits *arbres généalogiques*. Les noms des groupes ne sont pas,



dans ces derniers, rangés en file verticale ; ils sont placés à des hauteurs diverses suivant le degré de complexité de leur organisme, les plus simples dans la nature étant les plus bas dans le tableau, et situés d'autant plus près les uns des autres que leur structure est effectivement plus voisine ; en outre, les sections sont rattachées les unes aux autres, d'après leurs relations, au moyen de barres rectilignes. L'ensemble de ce diagramme présente un aspect branchu, qu'indique bien le nom *arbre* qui lui a été donné ; de plus, comme les groupes sont disposés suivant leurs rapports, il exprime également la manière dont l'évolution généalogique s'est probablement effectuée, d'où le terme général d'*arbre généalogique*.

C'est aller un peu loin que d'accorder à ces tableaux, dans l'état présent de la science, une telle valeur. L'évolution généalogique des êtres est loin d'être entièrement connue ; la comparaison des faits, la loi du perfectionnement par différenciation, donnent bien des renseignements sur la façon dont elle s'est effectuée, mais elle est fermée à l'observation directe, et ne peut que se laisser concevoir dans ses grands traits. Il serait plus logique, semble-t-il, d'établir les diagrammes qui expriment une classification de manière à leur donner une précision plus rigoureuse ; en cela, l'expression *généalogique*, qui paraît vouloir donner une réalité à des notions abstraites, dépasse le but. Il vaut mieux se servir de la chose sans employer un tel mot ; et l'essai tenté par Hæckel est plus acceptable lorsqu'il est ainsi modifié. Les observations acquises tous les jours à la science permettent de se rendre compte des relations naturelles qui unissent les êtres, et de les comprendre de mieux en mieux ; si donc on prend ces diagrammes pour ce qu'ils sont vraiment, pour des *tableaux d'affinités*, destinés à montrer dans quel sens la science actuelle autorise à concevoir ces relations, et à exprimer ces conceptions sous un aspect schématique, le nom sera plus en harmonie avec le fait. Il est encore permis, dans le cas où des formes larvaires sont communes à plusieurs groupes,

de les placer dans ces tables, en une situation conforme à la simplicité de leur structure. Il est même possible de se baser sur ces dispositions larvaires communes pour se représenter des types ancestraux disparus, qui étaient semblables à ces larves, et offraient une organisation identique à celle qu'elles possèdent aujourd'hui. Mais c'est là l'extrême limite des considérations qui découlent immédiatement de l'observation et de la comparaison.

On peut ensuite se baser sur ces tableaux pour concevoir l'évolution généalogique des êtres considérés. Sans doute, du moment où le diagramme exprime, dans la mesure de nos connaissances, les affinités naturelles des êtres, on est autorisé à comprendre d'après lui la morphogenèse ancestrale. Mais c'est là une notion supplémentaire, entièrement subjective, et indépendante du tableau lui-même. Le rôle de ce dernier est borné à l'expression simple des affinités, telles que les montre l'observation et que les dénote la comparaison.

## § 2. Division du règne animal en embranchements.

Une classification n'est pas définitive; les observations nouvellement apportées à la science forcent souvent à la modifier, en faisant comprendre d'une toute autre façon qu'auparavant les affinités des êtres. Cependant, ainsi qu'il ressort des données exposées dans les considérations sur la méthode, les caractères des grands groupes, étant fournis par des particularités très répandues et présentées lors du développement embryonnaire, se dégagent assez bien des résultats acquis de nos jours. Il est presque permis de croire, au moins pour un certain nombre d'entre eux, que leur situation naturelle est presque fixée.

Les auteurs modernes sont d'accord pour grouper tous les animaux en deux sections, dont l'une renferme les PROTOZOAIREs, et l'autre contient les MÉTAZOAIREs. Les premiers comprennent tous les animaux unicellulaires, et les seconds

tous les animaux pluricellulaires. Ces deux sections sont de valeur fort inégale en tant que nombre de types renfermés en elles ; aussi certains naturalistes considèrent-ils les Protozoaires comme ne formant qu'un embranchement, voire même qu'une classe. En réalité, l'importance des caractères des uns est tout aussi grande que celle des autres ; cette notion découle des faits exposés dans le chapitre consacré aux phénomènes de la reproduction. — L'organisme des Protozoaires ne se compose jamais que d'une cellule, et ce fait entraîne des conséquences considérables dans la manière dont s'effectuent les actions vitales. L'être est toujours simple ; aussi ses divers appareils sont-ils des parties de cellule, et non des groupes de cellules entières ; il est complètement intéressé dans l'acte reproducteur, et n'offre aucune division en une part somatique et une part génératrice ; enfin, à cause de sa nature unicellulaire, il ne possède aucun élément sexuel. — Les Métazoaires offrent la contre-partie de ces dispositions. Leur organisme est toujours un agrégat cellulaire, différencié en une part somatique et une part génératrice ; ses appareils sont eux-mêmes des agrégats cellulaires, formés souvent de tissus divers ; enfin la fécondation, l'union d'un ovule et d'un spermatozoïde, est la base essentielle de la reproduction de ces animaux.

Les Métazoaires sont divisés à leur tour en COÉLENTÉRÉS et COELOMATES ; c'est à Huxley que revient le mérite d'avoir le premier montré la valeur des caractères propres aux Coé-lentérés. Ces derniers sont caractérisés par le fait d'être privés de mésoderme, ou d'avoir un mésoderme compact, un *pléomésoderme* nullement creusé de cavités propres ; ils offrent, sous le rapport de l'importance de ce feuillet moyen, tous les passages entre l'absence complète et une disposition massive bien caractérisée. Dans le cas où les tissus mésodermiques renferment des espaces creux, ces derniers sont des diverticules de l'intestin, et ne cessent pas de communiquer avec lui. Par contre, les Coelomates possèdent un *cœlo-mésoderme*, c'est-à-dire un feuillet moyen percé de cavités

qui lui appartiennent vraiment, et ne s'abouchent point, lorsqu'elles sont parvenues à leur état définitif, avec l'intestin ni avec des dépendances de ce dernier. Ces différences entre les Cœlentérés et les Cœlomates s'adressent aux premières phases du développement, à celles qui portent sur la genèse des feuilletts blastodermiques, car dans les deux cas, le mésoderme se montre, dès son début, avec ses caractères propres.

A l'exemple des frères Hertwig, plusieurs auteurs partagent les Cœlomates en deux sections, les *Enterocœliens* et les *Pseudocœliens*, suivant l'état de leur mésoderme. Cette classification est rationnelle quant à son esprit; car ces deux groupes ont une grande amplitude, et leurs caractères sont basés sur une disposition qui s'affirme dès le commencement de l'embryogénie; elle paraît cependant inexacte sous le rapport de la manière dont elle est comprise. Dans l'opinion des frères Hertwig, l'origine enterocœlienne du cœlome est liée à une structure épithéliale du mésoderme, soit en totalité, soit en partie; et une origine pseudocœlienne concorde également avec une disposition mésenchymateuse du feuillet moyen. D'où la conclusion donnée par ces naturalistes : les *Enterocœliens* sont des animaux dont le cœlome provient de l'entéron et dont le mésoderme est édifié, au moins en partie, suivant le type épithélial; alors que les *Pseudocœliens* sont des êtres dont le cœlome est toujours indépendant de l'entéron, et dont le mésoderme est complètement mésenchymateux. Les cœlomes vrais étant, pour ces mêmes auteurs, des dérivés de la cavité entérique, le nom de *Pseudocœliens*, ou d'animaux munis de cavités mésodermiques que leur apparence seule fait admettre comme cœlomes, se trouve justifié.

Les faits exposés dans le chapitre consacré à la genèse des feuilletts blastodermiques montrent que ces assertions sont inexactes. Il est des cas où le cœlome est d'origine enterocœlienne, et où cependant le mésoderme est entièrement mésenchymateux; les Tuniciers en offrent un exemple. Chez

d'autres animaux, les Annélides, par exemple, les Géphyriens inermes, les Phoronidiens, le coelome n'est point un enterocœle, et pourtant le feuillet moyen est épithélial. Les deux groupes de faits ne sont donc pas associés de toute nécessité, et restent parfois indépendants l'un de l'autre. Il est important d'en tenir compte dans une classification naturelle, et de rectifier suivant ces données l'opinion des frères Hertwig.

En comparant entre eux les premiers des phénomènes présentés par le mésoderme dans son développement, la plus grande importance paraît s'attacher à l'origine même du coelome, aux rapports établis entre l'ébauche de cette cavité mésodermique et les autres parties embryonnaires déjà formées. Ou cette cavité provient de l'entéron, et elle est alors un *enterocœle*; ou elle est indépendante de lui, et se creuse dans des bandelettes mésodermiques en s'unissant plus ou moins au blastocœle préexistant, et elle est un *schizocœle*. Ces deux cas sont les seuls qui se présentent tout d'abord. Les parois de la cavité subissent ensuite leur évolution particulière, conservent une disposition épithéliale, ou se convertissent en un mésenchyme; ces faits sont relativement secondaires par rapport aux précédents, et ne se montrent qu'après eux. Le caractère prédominant est en cela la provenance du coelome.

En se basant sur lui, les Coelomates se trouvent divisés en deux sections principales : les ENTEROCŒLOMIENS et les SCHIZOCŒLOMIENS. Ceux-ci sont pourvus d'un coelome d'origine schizocœlienne, et les premiers d'un coelome d'origine enterocœlienne. Ces deux groupes ne correspondent pas aux Enterocœliens, ni aux Schizocœliens des frères Hertwig; et c'est pour ne point prêter à une telle confusion que des termes quelque peu dissemblables servent à les désigner. Il y a entre eux différence de définition et différence de répartition. La base de la division en Enterocœliens et Pseudocœliens est d'abord la nature du mésoderme, ensuite la provenance des cavités qu'il renferme; par contre, la seule base de la division en Enterocœlomiens et Schizocœlomiens

est l'origine du cœlome, et rien autre. Les frères Hertwig comprennent dans leurs Enterocœliens des êtres tels que les Annélides, les Arthropodes, qui sont en réalité des Schizocœlomiens; ils en viennent à séparer les Annélides des Mollusques, alors que ces animaux offrent entre eux des relations étroites, et doivent être placés dans un même embranchement. Ces deux classifications concordent en ce qu'elles s'adressent à des caractères tirés des premières phases du développement du feuillet moyen; mais elles diffèrent sous les autres rapports, c'est-à-dire sur le choix de ces caractères, et sur la répartition des groupes secondaires.

Le règne animal est ainsi divisé, dans ces considérations préliminaires, en quatre grandes sections : les Protozoaires, les Cœlentérés, les Schizocœlomiens et les Enterocœlomiens. Chacune d'elles renferme à son tour un nombre variable d'embranchements.

La section des Protozoaires se compose de deux embranchements : celui des *Sarcodaires* et celui des *Ciliaires*. Les Sarcodaires sont caractérisés en ce que leurs appendices locomoteurs sont des *pseudopodes* ou des *fouets*; un pseudopode est un filament protoplasmique changeant constamment d'aspect; un fouet ou *flagellum* est également un filament protoplasmique, mais à forme fixe, et allongé comme son nom l'indique. Les organes locomoteurs des *Ciliaires* sont, par contre, au moins durant une partie de l'existence, des *cils vibratiles*, c'est-à-dire des bâtonnets chitineux nombreux et très fins, implantés dans la zone superficielle du corps, et se déplaçant avec rapidité par un mouvement de va-et-vient, par des oscillations continues autour de leur base adhérente.

Quatre embranchements sont placés parmi les Cœlentérés : les *Mésozoaires* ou *Aneuriens*, les *Spongiaires*, les *Hydrozoaires* et les *Scyphozoaires*. Les premiers de ces êtres sont les plus simples de tous les Métazoaires, et leur nom, qui leur a été donné par Ed. Van Beneden, exprime bien cette infé-  
[

rité, qui permet de les considérer comme placés entre les animaux unicellulaires et les animaux pluricellulaires. Le terme *Aneurien* indique qu'ils sont privés, en outre, de tout vestige de centre nerveux. Ces Mésozoaires n'ont point de mésoderme ou n'en ont qu'un fort réduit ; ils manquent également d'organes différenciés, même de tube digestif, et ne sont, en somme, que des agrégats compacts d'éléments presque semblables. — Les Spongiaires ont un mésoderme épais qui dérive du protendoderme ; le protectoderme fournit l'ectoderme seul, qui est constitué par des cellules très aplaties et identiques. Ces animaux bourgeonnent d'ordinaire, et les individus issus de la gemmiparité restent unis à leurs générateurs ; souvent cette union est telle que tous les zooïdes de la colonie sont confondus en une seule masse, dans laquelle on ne peut reconnaître les contours de chacun d'eux. La paroi du corps de ces êtres est, en outre, percée d'un grand nombre de canaux qui font communiquer la cavité entérique, ou ses dépendances, avec le dehors.

Les Coelentérés, compris dans l'embranchement des Hydrozoaires et dans celui des Scyphozoaires, diffèrent des Spongiaires en ce que leur feuillet moyen, qui ne manque jamais, provient du protectoderme et non du protendoderme ; de plus, l'ectoderme définitif est composé de cellules diverses souvent très différenciées, et la paroi du corps est pleine dans la règle ; enfin, lorsqu'une partie des phénomènes reproducteurs s'effectue par le bourgeonnement, ce dernier est tel que les zooïdes ne se relient jamais par leur corps entier, et restent distincts sur leur plus grande étendue. Les Scyphozoaires sont les plus éloignés des Spongiaires ; lorsque leur développement embryonnaire est dilaté, il s'effectue toujours par le procédé gastrulaire ; leur cavité gastrique possède dans son intérieur des replis longitudinaux nommés *cloisons*, et, vers son orifice, un tube qui communique avec le dehors, le *tube œsophagien*. Les Hydrozoaires se rapprochent davantage des Spongiaires ; leur cavité gastrique est privée de cloisons et de tube œsophagien ; le bourgeonnement est

très fréquent chez eux ; enfin, leurs développements embryonnaires dilatés procèdent d'après le mode blastoplanulaire, comme il en est chez un certain nombre de Spongiaires.

La section des Schizocœlomiens se subdivise d'abord en deux séries : celle des *Vers* et celle des *Arthropodes*. Les premiers sont caractérisés en ce que leur protendoderme, au moment où il apparaît dans les phases embryonnaires les plus jeunes, est un feuillet épithélial dans les développements dilatés, et une masse cellulaire compacte dans les développements condensés. Par contre, chez les seconds, le protendoderme est représenté, à son début, par des cellules mésenchymateuses qui dérivent du blastoderme, et dont les unes se rassemblent pour donner l'endoderme définitif, alors que les autres restent isolées et constituent par leur prolifération le mésoderme mésenchymateux. De nouvelles particularités, moins primitives cependant, et partant de valeur moins grande, séparent encore les *Vers* des *Arthropodes*. Ces derniers, comme leur nom l'indique, possèdent d'ordinaire des appendices locomoteurs, qui sont des pattes divisées en articles mobiles les uns sur les autres ; en outre, leurs appareils excréteurs, lorsqu'ils existent, sont représentés par des glandes qui dépendent de l'intestin ou des téguments. Les *Vers* sont constamment privés de pattes semblables à celles des *Arthropodes* ; certains d'entre eux présentent bien des appendices locomoteurs dits *parapodes*, mais ces derniers ne sont pas divisés en articles véritables ; leurs appareils excréteurs sont des tubes placés dans le corps, dont la majeure partie dérive du mésoderme, et dont une extrémité débouche au dehors, pendant que l'autre se met en relation avec les espaces cœlomiques. Ce dernier fait manque aux *Arthropodes*, dont les glandes rénales se terminent en cul-de-sac, et ne permettent que par osmose les échanges de l'excrétion.

La série des *Arthropodes* ne comprend que l'embranchement du même nom. Celle des *Vers* se compose de trois grands groupes d'importances inégales, mais assez distincts les uns



des autres pour que l'on considère chacun d'eux comme formant un embranchement : les *Plathelminthes*, les *Némathelminthes* et les *Trochozoaires*. Les *Plathelminthes*, encore nommés *Platodes* ou *Vers plats*, ont effectivement un corps aplati ; ce caractère est d'une grande constance. Les initiales mésodermiques, qui produisent le feuillet moyen, sont fort nombreuses dans les évolutions dilatées, et dérivent du protendoderme ; le mésoderme définitif est entièrement mésenchymateux. Les organes rénaux apparaissent d'une manière assez tardive dans la série des phases embryonnaires. — Les *Némathelminthes*, ou *Vers ronds*, sont à leur tour caractérisés par l'aspect arrondi et cylindrique de leur corps. Leur développement, toujours condensé d'après les résultats acquis à la science, s'effectue de telle manière que le mésoderme est dès son début un feuillet compact, qui s'édifie suivant le type épithélial ; les appareils excréteurs se comportent, sous le rapport du moment de leur formation, comme ceux des *Plathelminthes*. — Enfin, les *Trochozoaires* n'offrent, dans la disposition de leur organisme, aucun aspect constant. Leurs caractères principaux tiennent à la présence, chez leur jeune larve, d'un petit nombre d'initiales mésodermiques, et d'un système excréteur très hâtif. Cette larve présente à son tour une structure uniforme, vraiment spéciale, qui permet de la reconnaître aisément ; elle est connue sous le nom de *Trochophore*. Les Mollusques font partie de l'embranchement des *Trochozoaires*, ainsi que les Annélides, et les groupes satellites de ces deux types principaux.

Les *Enterocœlomiens* comprennent à leur tour deux séries : les *Enterocœlomiens à replis* et les *Enterocœlomiens à diverticules*. Le cœlome des premiers provient directement de la cavité entérique ; la paroi protendodermique qui limite le fond de cette dernière se plisse en deux de ses régions ; les deux replis qui prennent ainsi naissance s'élèvent dans l'intérieur de cette cavité, et la divisent en trois espaces. L'espace médian devient l'intestin définitif, et les deux latéraux constituent le cœlome de l'adulte. Il n'en est point ainsi chez les

seconds, et la dissemblance porte sur l'origine du cœlome. L'entéron émet deux diverticules latéraux, placés d'ordinaire dans une zone voisine de l'entéropore ; ceux-ci grandissent, et s'insinuent à mesure entre le protendoderme dont ils dérivent et le protectoderme. Ils se ferment ensuite du côté de l'entéron, et sont ainsi convertis en vésicules closes, qui n'ont plus qu'à grandir pour donner le cœlome de l'animal parfait.

La série des Enterocœlomiens dont le cœlome est produit par des replis ne comprend que l'embranchement des *Chaetognathes*. La seconde série, ou des Enterocœlomiens dont le cœlome prend naissance au moyen de diverticules, se compose d'un certain nombre d'embranchements. Ces derniers sont groupés en trois types principaux, dont les caractères sont basés sur les dispositions offertes par les organes qui apparaissent tout de suite après la constitution définitive des feuillettes, et notamment sur celles des centres nerveux, des cordons qui soutiennent parfois ces derniers, et des appareils excréteurs. Ces trois types sont : les *Néphrophores*, les *Échinodermes* et les *Notoneures*.

Les centres nerveux des Néphrophores sont ventraux pour la plus grande part ; leurs organes excréteurs sont nombreux, disposés par paires, et consistent en tubes qui font communiquer les espaces cœlomiques avec le dehors. Une telle disposition manque à tous les autres Enterocœlomiens ; ces organes rappellent de près, à cause de leur structure, les *néphridies* des Annélides, d'où le nom donné au groupe, qui ne comporte qu'un embranchement. — Le principal caractère des Echinodermes tient à la possession constante d'un appareil qui n'existe nulle part ailleurs, qui dérive des premières ébauches des diverticules enterocœliens, et porte le nom, dû à ses fonctions, de *système ambulacraire*. Leurs centres nerveux sont représentés par des cordons allongés, les *nerfs ambulacraires*, qui se raccordent tous à une pièce centrale ayant la forme d'un anneau placé autour de l'œsophage. Ces animaux offrent tous une symétrie radiale plus

ou moins marquée. Ces trois ordres de particularités sont vraiment propres aux Echinodermes, et donnent au groupe entier, qui ne comporte qu'un seul embranchement, une autonomie indiscutable.

Les Notoneures ou *animaux à centres nerveux dorsaux*, sont en effet caractérisés de préférence par ce fait : sauf une seule exception, tous les centres de l'innervation sont placés sur la face dorsale de l'animal — qui est orienté suivant une symétrie bilatérale — et sur la ligne médiane de cette face ; même l'exception signalée, qui se rapporte à l'unique représentant actuel de l'embranchement des Enteropneustes, n'est pas fort importante, car, s'il existe chez cet être un cordon ventral, les centres dorsaux prédominent pourtant. Tous les Notoneures possèdent également, au moins pendant une partie de leur vie, une *corde dorsale* ou *notocorde*, c'est-à-dire un bâtonnet résistant produit par l'endoderme, qui se place sous les centres dorsaux, ou sous une seule des régions de ces derniers, afin de les soutenir. Le commencement du tube digestif est modifié en un appareil respiratoire, toujours complexe, et bien distinct par sa forme des autres zones du système auquel il appartient. Les Notoneures sont encore nommés des *Cordés*, à cause de la présence constante chez eux d'une notocorde. La première expression est cependant préférable, car elle s'adresse à un caractère qui ne fait jamais défaut, quel que soit le moment considéré dans la vie de l'individu, tandis que la notocorde disparaît parfois par atrophie.

La série des Notoneures contient trois embranchements : les *Entéropneustes*, les *Tuniciers* et les *Vertébrés*. Les Entéropneustes étaient autrefois placés, à cause de la forme allongée de leur corps, dans le groupe des Vers, et rapprochés en sus des Echinodermes ; leur nom vient de ce qu'ils sont les seuls, parini les êtres auprès desquels on les disposait, dont la région initiale du tube digestif soit modifiée en un appareil respiratoire. Leurs caractères particuliers, qui les distinguent des autres Notoneures, se ramènent aux faits

suivants : leur corps est allongé, semblable à celui d'un Ver ; leur mésoderme, d'abord divisé en trois segments, devient mésenchymateux par la suite ; la majeure partie de leurs centres nerveux est bien dorsale, mais il existe en outre un cordon supplémentaire ventral ; enfin la notocorde est très courte et située dans la région respiratoire. Cette dernière disposition a valu à ces animaux, de la part de Bateson, qui a signalé le premier leurs affinités avec les Tuniciers et les Vertébrés, le nom d'*Hémicordés*. — Les Tuniciers sont revêtus d'une cuticule épaisse, la *tunique*, qui manque aux représentants des deux autres embranchements. Leur corde dorsale, absente parfois chez l'adulte, mais toujours présente chez la larve dans ce cas, est plus longue que celle des Enteropneustes ; elle l'est moins cependant que celle des Vertébrés, et se trouve localisée dans la région postérieure du corps. Leur mésoderme, qui ne montre aucune trace de segmentation, subit en entier une évolution mésenchymateuse. Le fait d'avoir la notocorde placée seulement dans l'extrémité postérieure de l'organisme, qui ressemble à une queue et sert à la locomotion, vaut souvent à ces êtres le nom d'*Urocordés*. — De tous les Notoneures, les Vertébrés ont la corde dorsale la plus développée, car elle s'étend d'un bout à l'autre du corps, depuis la région postérieure jusque dans la tête ; aussi ces animaux sont-ils parfois désignés par le terme de *Céphalocordés*. Leur mésoderme est d'abord simple et épithélial ; il devient double ensuite, car il se divise en une partie mésenchymateuse qui donne le tissu conjonctif de l'économie, et une partie épithéliale qui se métamérise dans sa zone dorsale, c'est-à-dire se partage en segments placés les uns derrière les autres. L'expression *Vertébrés* paraît impliquer que ces êtres possèdent tous des vertèbres ; il n'en est pas ainsi, car les plus simples d'entre eux n'ont que la notocorde pour tout squelette.

La classification générale du règne animal, c'est-à-dire sa division en embranchements, est exprimée dans le tableau linéaire suivant :

ANIMAUX.	{	MÉTAZOAIRES.	{	COELOMATES.	{	Schizo- Entéro- coelomiens.	PROTOZOAIRE.....	{	Sarcodaires.
								{	Ciliaires.
							COÉLÉNTÉRÉS .....	{	Mésozoaires.
								{	Spongiaires.
								{	Hydrozoaires.
								{	Scyphozoaires.
							VERS.....	{	Plathelminthes.
								{	Némathelminthes.
							ARTHROPODES .....	{	Trochozoaires.
							à replis protendodermiques....	{	Arthropodes.
							à diverticules	{	Chælognathes.
							proten-	{	Néphrophores.
							dodermiques.	{	Échinodermes.
								{	Entéropneustes.
							NOTONEURES...	{	Tuniciers.
								{	Vertébrés.

### § 3. Division des embranchements en classes.

I. PROTOZOAIRE. — *Caractères.* — Les Protozoaires sont des animaux dont le corps n'est constitué que par une cellule. Les plus simples d'entre eux paraissent être privés de toute membrane cellulaire, et même de noyau; l'ensemble de leur organisme se réduit à une masse de substance protoplasmique. Les plus élevés possèdent une membrane cellulaire, souvent une enveloppe minéralisée servant de carapace, et presque toujours des appendices locomoteurs de formes variées. Le noyau est unique d'ordinaire; il n'est cependant pas rare de rencontrer, éparses dans le protoplasme, plusieurs parcelles de substance nucléaire. La présence de ces dernières ne semble pas cependant devoir conférer au corps des Protozoaires qui la montrent une valeur pluricellulaire; en effet, dans un certain nombre de cas, la multiplication des noyaux est un phénomène pathologique, et dans les autres, limités aux Infusoires ciliés, elle est un fait de la différenciation physiologique.

Étant donnée une telle structure, l'organisme de ces animaux est simple, et ne se trouve pas divisé en une portion somatique et une portion sexuelle; le corps entier est chargé des fonctions de nutrition et de reproduction. Aussi, lors-

qu'un Protozoaire va donner naissance à de nouveaux êtres, l'ensemble des opérations effectuées peut toujours se ramener à la division de son protoplasme en deux ou plusieurs masses, qui deviennent autant d'individus.

*Classification.* — Il est encore assez difficile de donner une classification naturelle de ce groupe; les connaissances à son égard sont déjà bien nombreuses pour certaines classes, mais non pour les autres. Il est possible cependant d'établir deux grands embranchements : celui des PROTOZOAIRE SARCODAIRES et celui des PROTOZOAIRE CILIAIRES. Ces derniers sont caractérisés, comme leur nom l'indique, par la présence sur leurs corps de nombreux cils vibratiles, qui leur servent d'organes locomoteurs ; par contre, les Sarcodaires sont constamment dépourvus de cils vibratiles, et se servent, pour se déplacer, d'expansions nommées, suivant leur aspect, des *pseudopodes* ou des *fouets* (*flagella*). Les fouets sont des organes allongés, filiformes, qui se meuvent en ondulant; les pseudopodes sont des appendices rétractiles, changeant sans cesse de disposition, et capables de se ramifier en branches plus ou moins nombreuses. Généralement, ces deux sortes d'appareils s'excluent l'un l'autre; les Sarcodaires munis de fouets sont dépourvus de pseudopodes, et réciproquement; cela dans le cours habituel des choses. Aussi est-il possible de se baser sur ce fait pour grouper ces animaux en deux sous-embranchements, celui des *Sarcodaires pseudopodaires* et celui des *Sarcodaires flagellaires* ou *Flagellates*. Malgré cette opposition, la première série se lie étroitement à la seconde par l'entremise de plusieurs genres intermédiaires, appartenant aux sous-classes des *Héliozaïres* et des *Nudoflagellés*; toutes deux constituent, par leur réunion, un ensemble aisément opposable à celui des Protozoaires Ciliaires.

Les Pseudopodaires sont les plus simples de tous les Protozoaires; certains d'entre eux sont même privés de noyau. On peut les disposer en cinq classes: les *Monériens* ou *Anucléés*, les *Amæbiens*, les *Sporozoaires*, les *Foraminifères* et

les *Vésiculaires*. Les Monériens ou Anucléés ne possèdent point de noyau; ils correspondent aux *Protistes* des auteurs. Les représentants des quatre autres classes sont toujours munis de corps nucléaires; les Amœbiens portent des pseudopodes durant leur vie entière, et sont privés de carapace calcaire ou de squelette siliceux; les Sporozoaires sont des êtres parasites, pourvus pour la plupart de pseudopodes durant leur jeune âge seul, et se reproduisant de préférence par le moyen de spores; le corps des Foraminifères est entouré par une carapace calcaire, et celui des Vésiculaires, dont le protoplasme est criblé de vacuoles, de vésicules remplies par un liquide incolore, porte d'ordinaire un squelette siliceux plus ou moins complexe.

Le sous-embranchement des Flagellaires ou Flagellates contient quatre classes : les *Nudoflagellés*, les *Choanoflagellés*, les *Dinoflagellés* et les *Cystoflagellés*. Les représentants de cette dernière classe se bornent à deux genres, dont le principal est la *Noctiluca* ou Noctiluque, célèbre par ses propriétés photogéniques; le protoplasme de leur corps est augmenté dans son volume par la présence de nombreuses vacuoles liquides; la présence autour de lui d'une paroi cellulaire résistante donne à l'ensemble de l'organisme l'aspect d'un kyste. Les Dinoflagellés, ou Péridiniens, sont entourés par une carapace siliceuse creusée, suivant son plan équatorial, d'un sillon profond où vibre en ondulant un long et mince fouet. Les Flagellaires appartenant aux deux premières classes sont privés d'une telle carapace et de vacuoles remplies par un liquide; les différences entre elles portent sur les fouets, car ceux des Choanoflagellés sont toujours entourés à leur base par un repli en forme de collerette, alors qu'un appendice semblable fait constamment défaut aux Nudoflagellés.

Les Ciliaires sont les plus élevés des Protozoaires, autant par la complexité de leur structure que par la différenciation de leur organisme. Outre l'existence de cils vibratiles, un trait capital de leur organisation est relatif à la présence

dans leur corps de deux noyaux : l'un, assez volumineux, nommé simplement *noyau* ou *nucléus*; l'autre, plus petit, désigné autrefois par l'expression de *nucléole*, et plus logiquement par celui de *micronoyau* ou de *micronucléus*. Le micronoyau est seul chargé d'un rôle dans l'acte du rajeunissement; le noyau n'intervient en rien dans ce phénomène. L'embranchement des Ciliaires renferme deux classes : les *Euciliés*, qui correspondent à la plus grande part des *Infusoires* des anciens auteurs, et les *Tentaculifères*. Les Euciliés sont munis de cils vibratiles durant leur vie entière; les Tentaculifères n'en montrent que pendant leur jeune âge, car ces appendices sont remplacés chez l'adulte par des tentacules allongés.

SARCODAIRES .....	{	PSEUDOPODAIRES.....	{	Monériens.
				Amœbiens.
				Sporozoaires.
				Vésiculaires.
				Foraminifères.
	{	FLAGELLAIRES.....	{	Nudoflagellés.
				Choanoflagellés.
				Dinoflagellés.
				Cystoflagellés.
CILIAIRES.....	{		{	Euciliés.
				Tentaculifères.

*Affinités.* — C'est, sans doute, des Monériens qu'il faut partir pour trouver les relations des autres classes de Protozoaires; les Amœbiens ne diffèrent, en effet, des Monériens les plus élevés que par la présence d'un noyau dans leur corps. De même, les Flagellaires les plus simples ressemblent extrêmement à certaines formes embryonnaires de Monériens, nommées *Zoospores*, et ne se distinguent d'elles, comme dans le cas des Amœbiens, que par l'existence d'un noyau. Les classes supérieures des Flagellaires se rattachent sans doute, à leur tour, au groupe le plus simple, celui des Nudoflagellés. Quant aux Pseudopodaires, les Amœbiens présentent un certain nombre de genres et d'espèces, dont les uns (*Amœba coli*) se rapprochent des Sporozoaires, d'autres (*The-*



*camæbiens*) des Foraminifères, les derniers enfin (*Actinophrys*) des Vésiculaires.

Il est encore impossible de rien préjuger au sujet des Ciliaires ; tous ces êtres se présentent, dans la nature actuelle, avec une structure complexe, et il n'en est aucun qu'il soit permis de rattacher avec logique aux autres Protozoaires. Ceux-ci sont, en effet, privés de cils vibratiles, alors que les Ciliaires n'en manquent jamais, au moins pendant une partie de leur existence. La seule présomption qu'il soit convenable d'émettre est relative aux Tentaculifères ; les formes embryonnaires de ces derniers ressemblent à des Euciliés.

II. MÉSOZOAIRE OU ANEURIENS. — *Caractères.* — Les Mésozoaires sont, avec les Spongiaires, et même avant les Spongiaires, les plus simples de tous les animaux pluricellulaires. Leur organisme se réduit à une couche ectodermique constituée par une seule assise de cellules, et à un endoderme représenté soit par une masse de protoplasme renfermant plusieurs noyaux, soit par un groupe de cellules juxtaposées ; seuls, les représentants de l'une des deux classes de l'embranchement, celle des *Orthonectides*, possèdent une mince bande de fibrilles contractiles placées entre l'ectoderme et l'endoderme. Cette bande serait peut-être l'équivalent d'un mésoderme très amoindri. Divers auteurs considèrent la masse protoplasmique de l'endoderme comme répondant à une seule cellule ; il est plus rationnel, étant donnée la présence de plusieurs noyaux dans ce protoplasme, de penser qu'il s'agit d'un syncytium, d'une réunion de cellules intimement fusionnées les unes avec les autres.

L'organisme de ces êtres ne possède donc aucun système bien délimité ; il est réduit à sa plus simple expression. Il n'existe ni tube digestif, ni même des vestiges de cet appareil, ni système nerveux ; le corps, entièrement fermé, ne porte aucune ouverture assimilable à une bouche. Les éléments sexuels, et les embryons qui en dérivent, naissent dans l'endoderme aux dépens de ses éléments, et sont rejetés au

dehors par la rupture de l'ectoderme. La simplicité est extrême, telle qu'on n'en trouve une semblable chez aucun autre animal pluricellulaire; elle justifie bien le nom de *Mésozoaires*, c'est-à-dire d'intermédiaires entre les Protozoaires et les Métazoaires, donné à ces animaux par Ed. Van Beneden; l'expression d'*Aneuriens* est tirée de l'absence d'un système nerveux. Il ne faut pas oublier cependant que ces êtres sont des agrégations de cellules, et partant des Métazoaires; leur place est située à la base de ces derniers, mais ils font cependant partie de leur série.

*Classification.* — L'embranchement contient deux classes : celle des *Dicyémides* et celle des *Orthonectides*. Les premiers vivent en parasites dans les reins des Mollusques céphalopodes, et les seconds sur le corps de divers Échinodermes appartenant à la section des Ophiurides, ou de plusieurs Plathelminthes placés dans le groupe des Némertines. Ces animaux sont donc tous des parasites. On a voulu chercher dans ce mode de vie la cause de la simplicité de leur organisation, et les considérer comme des descendants d'êtres plus complexes, que le parasitisme aurait peu à peu dégradés; les uns les rapprochent des larves d'Hydrozoaires, et les autres des larves de Trématodes. Il est encore bien difficile de se prononcer; les arguments apportés par les partisans de l'une et de l'autre opinion sont fort sérieux, et méritent d'être pris en considération; il ne faut pas oublier cependant que les faits connus dans le développement des Aneuriens, et ils ne sont pas encore assez nombreux, montrent tous les embryons compliquant peu à peu leur structure, sans offrir de régressions autres que la fusion de leurs cellules endodermiques en un syncytium. Or, en procédant par comparaison, comme la plupart des autres animaux dégradés par le parasitisme montrent dans leur embryogénie des traces évidentes de leur dégénérescence, il n'est pas très logique d'admettre qu'il en est de même pour les Aneuriens, dont les embryons se développent sans offrir de régression.

Il semble plus naturel de penser, en se bornant à l'examen des faits, que les Aneuriens sont des Métazoaires peu complexes, et qu'ils représentent un embranchement particulier, ayant ses caractères propres et son mode spécial de développement.

*Affinities.* — Les Orthonectides ont une organisation plus complexe que les Dicyémides ; leur endoderme renferme des cellules bien distinctes, et, de plus, il est séparé de l'ectoderme par une couche mésodermique. La structure des Dicyémides est beaucoup plus simple ; leur endoderme consiste en un syncytium plurinucléé, en un amas de cellules complètement fusionnées, et tout vestige de mésoderme fait complètement défaut. Il est impossible d'apprécier, dans l'état actuel de nos connaissances, la nature des relations qui unissent ces deux classes ; il existe bien entre elles des ressemblances évidentes, mais qui peuvent tenir tout autant à l'extrême infériorité de l'économie qu'à l'identité des provenances. Il semble même plutôt, en pesant les concordances et les différences, que les origines des deux classes sont distinctes et non voisines.

III. SPONGIAIRES. — *Caractères.* — Les Spongiaires, placés autrefois parmi les végétaux, ont été assimilés ensuite à des colonies de Protozoaires ; plusieurs naturalistes défendent encore cette dernière opinion, mais la plupart des auteurs s'accordent à les considérer comme des Métazoaires véritables, et à les rapprocher des Hydrozoaires inférieurs. De même que ces derniers, les Spongiaires sont en effet privés de coelome ; de même, leur structure est fort peu complexe ; de même enfin, la gemmiparité est un mode fréquent de reproduction, qui aboutit à la genèse de colonies, car les individus ne se séparent pas les uns des autres et restent unis. — Cependant ces êtres offrent en outre des particularités qui les distinguent de tous les autres Coelentérés, c'est-à-dire de tous les animaux dépourvus comme eux de coelome.

Leur ectoderme est constitué par des cellules épithéliales indifférentes, aplaties, et nullement modifiées en éléments sensitifs ; les cellules de leur endoderme portent pour la plupart un petit fouet mobile, dont la base s'entoure d'une collerette, et qui sert à déterminer des courants dans l'eau qui les baigne. Leur paroi du corps est percée de canaux nombreux, s'ouvrant d'un côté à l'extérieur, et de l'autre dans la cavité digestive, ou dans les diverticules de cette cavité. Enfin, leur bourgeonnement s'effectue d'ordinaire d'une façon telle, que les individus d'une même colonie sont intimement soudés entre eux, et par suite indiscernables les uns des autres ; leur ensemble forme un tout compact, une colonie à zooïdes fusionnés, qui est le corps habituellement nommé une *Éponge*.

*Classification.* — L'imperfection des connaissances sur le développement des Spongiaires empêche de donner une classification naturelle de l'embranchement. En se bornant, par la force des choses, aux faits acquis, la division la plus logique paraît être celle qui divise ces animaux en deux classes : celle des *Fibrosponges* et celle des *Calcisponges*. Les représentants de la première classe contiennent dans leur mésoderme des filaments (d'où leur nom) constitués par une substance conjonctive, et souvent des spicules siliceux ; par contre, les Calcisponges ne renferment, dans leur feuillet moyen, que des spicules calcaires. Quelle que soit leur nature, ces spicules sont des bâtonnets d'aspect et de longueur variables suivant les espèces, qui servent à soutenir les tissus mous, et jouent ainsi le rôle d'un squelette.

Les Fibrosponges sont à leur tour disposés en deux sous-classes : celle des *Alithidés* ou *Myxosponges*, qui portent seulement quelques rares fibres conjonctives et sont privés de spicules, et celle des *Lithidés*, tous munis de spicules siliceux.

SPONGIAIRES.....	{	CALCISPONGES.	{	Alithidés.
		FIBROSPONGES.....		Lithidés.

*Affinités.* — Il est encore impossible d'établir les relations précises des divers groupes de l'embranchement ; tout porte à penser que les Spongiaires actuels appartiennent, dans les limites de leur simplicité organique, à des types très distincts les uns des autres, et que les inductions données par l'embryologie et la paléontologie ne parviennent pas à relier. Tout au plus il est permis d'admettre, en se basant sur les phénomènes du développement, que les Spongiaires primitifs ne bourgeonnaient pas, et que les premières colonies engendrées par leurs descendants ne fusionnaient pas leurs zooïdes. Sous ces deux rapports, la classe des Calcisponges reproduit le plus exactement ces caractères primordiaux, et représente sans doute la forme la plus ancienne que les Spongiaires actuels soient capables de nous montrer. Mais on ne peut rien affirmer au sujet des rapports qui unissent les Fibrosponges aux Calcisponges.

IV. HYDROZOAIRES. — *Caractères.* — Il est aisé de distinguer les Hydrozoaires des autres Coelentérés, c'est-à-dire des animaux qui possèdent comme eux la particularité d'être privés de coelome. Ces êtres se présentent à l'état adulte, et dans la nature actuelle, sous deux formes : l'une désignée par le nom de *polype* et l'autre par celui de *méduse*. Souvent la même espèce possède les deux formes, et offre donc les deux types d'individus. Les polypes, fixés à des supports par leur base, sont pourvus d'une bouche qu'entoure une couronne de tentacules, et leur mésoderme est fort réduit. Les méduses sont des organismes libres, nullement fixés, dont une partie du corps s'élargit, par le fait de l'accroissement considérable du mésoderme, en un disque bombé, l'*ombrelle* ; celle-ci porte, sur le centre de sa face inférieure, la région buccale semblable à un bâtonnet, dite le *manche* (*manubrium*) de l'ombrelle. Certaines espèces d'Hydrozoaires ne présentent que des polypes, d'autres que des méduses. La plupart possèdent à la fois ces deux espèces d'individus, qui se succèdent avec une certaine régularité, l'être issu de l'œuf

fécondé ayant l'aspect de polype, et produisant par gemmiparité plusieurs descendants, dont les uns sont des polypes asexués, alors que les autres se modifient en méduses pourvues d'éléments fécondateurs.

La présence, parmi les représentants de certaines espèces appartenant à l'embranchement des Scyphozoaires, d'individus affectant aussi la forme de méduses, a pendant longtemps conduit à rapprocher ces Scyphozoaires des Hydrozoaires. Il existe pourtant entre ces deux groupes de grandes différences, qui tiennent autant au développement qu'à la structure définitive.

Les embryogénies dilatées s'effectuent toujours, chez les Hydrozoaires, suivant le procédé des blastoplanules ; et les embryogénies condensées sont des abréviations des précédentes. La région buccale des polypes est dressée, nullement refoulée dans l'intérieur de la cavité gastrique ; la paroi interne de cette dernière est lisse, et ne possède jamais de replis en forme de cloisons. Enfin les méduses portent, entre autres appareils, un repli membraneux, le *voile*, placé sur les bords de l'ombrelle, et simulant une fine et délicate collerette. On verra plus loin que ces caractères sont directement opposés à ceux présentés par les Scyphozoaires.

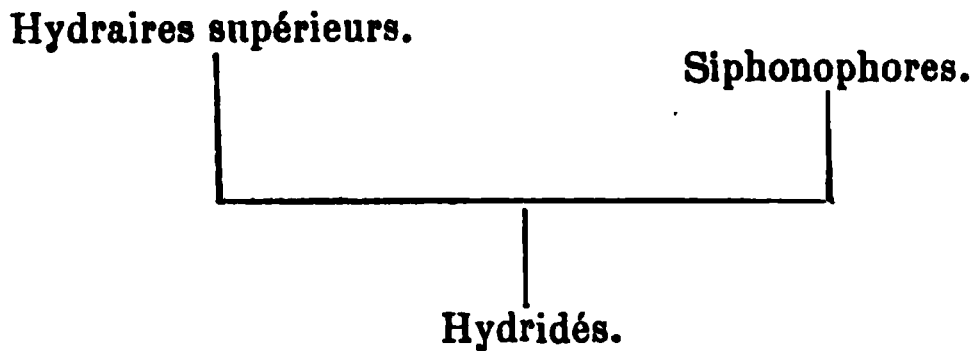
Les Hydrozoaires se rapprochent par contre des Spongiaires, et notamment des Spongiaires à gemmiparité non fusionnante ; dans les deux cas, le développement des feuilletts blastodermiques s'effectue souvent d'après le mode blastoplanulaire, et la structure de l'organisme offre les mêmes caractères de simplicité. Seulement, la paroi du corps des Hydrozoaires n'est jamais traversée par des canaux destinés à mettre la cavité gastrique en relation avec l'extérieur ; le seul orifice de cette cavité est la bouche, homologue de l'osculum des Éponges. Enfin la gemmiparité, tout en étant aussi répandue dans un embranchement que dans l'autre, n'est jamais fusionnante ; les zooïdes d'une même colonie sont rattachés les uns aux autres par une portion restreinte de leur corps, et non par leur organisme entier. Les différences des

Hydrozoaires et des Spongiaires sont donc aisées à saisir, tout aussi bien que celles séparant les premiers des Scyphozoaires; quant aux Mésozoaires ou Aneuriens, leur structure est telle qu'il est impossible de les confondre avec aucun autre Cœlentéré.

*Classification.* — L'embranchement des Hydrozoaires contient deux classes : celle des *Hydraises* et celle des *Siphonophores*. La première est caractérisée par le fait que ses colonies de polypes sont fixées à des corps étrangers, et ne peuvent point se déplacer; dans la seconde, par contre, les colonies sont libres, et capables de se mouvoir dans l'eau qui les entoure.

HYDROZOAIRE.....	{	HYDRAIRES.
		SIPHONOPHORES.

*Affinités.* — Les Hydraises les plus simples sont en même temps les Hydrozoaires les plus inférieurs en organisation; représentés par la tribu des *Hydridés*, leur bourgeonnement se borne à engendrer des polypes semblables les uns aux autres, et ne donne jamais de méduses. Les Hydraises plus élevés, qui possèdent les deux sortes d'individus, se séparent par là des Hydridés et même des Siphonophores. Les auteurs ne sont cependant pas d'accord sur le fait de savoir si les colonies de ces derniers animaux répondent à des assemblages de polypes modifiés ou à des groupes de méduses; dans le premier cas, les relations des Siphonophores devraient être cherchées parmi les Hydridés; et, dans le second, parmi les Hydraises supérieurs, puisque ceux-ci offrent des méduses, alors que ceux-là en sont dépourvus. La question est encore pendante; les probabilités sont cependant plutôt en faveur de la première opinion que de la seconde; il semble logique d'admettre, tous les faits du développement une fois pesés, que la larve des Siphonophores est un polype semblable à un Hydridé plutôt qu'une méduse. Dans ce cas, le tableau d'affinités des Hydrozoaires serait représenté par le diagramme suivant :



**V. SCYPHOZOAIRE.** — *Caractères.* — L'embranchement des Scyphozoaires contient des animaux dont les uns sont considérés d'ordinaire comme formant un groupe spécial, et dont les autres sont souvent rapprochés des Hydrozoaires. Un tel éloignement n'est point tout à fait logique, car ces êtres se ressemblent beaucoup par leur embryogénie, et présentent même, à l'état adulte, des affinités indiscutables; ces dernières étant le résultat de similitudes embryonnaires.

Les feuillets blastodermiques, dans les développements dilatés, prennent toujours naissance suivant le procédé gastrulaire, et jamais d'après le mode blastoplanulaire; la blastule produit une gastrule dont l'assise interne devient le protendoderme, l'assise externe le protectoderme, et l'entéron la cavité gastrique. Le protendoderme s'applique contre le protectoderme, de manière à supprimer tout vestige de blastocœle, et se convertit en endoderme; le mésoderme est engendré d'une manière diffuse par tout ou partie du protectoderme. Celui-ci sécrète une substance fondamentale qui se dépose sur sa face interne, contre l'endoderme; plusieurs de ses cellules pénètrent dans l'intérieur de cette substance et lui donnent la valeur d'un tissu muni d'éléments figurés; ce dernier, ainsi placé entre l'ectoderme et l'endoderme, s'accroît pour son propre compte, et devient le mésoderme.

En outre, dès l'extrême jeunesse de la larve et aussitôt après que les feuillets blastodermiques sont ébauchés, des replis parallèles à l'axe longitudinal du petit être apparaissent sur la face interne de la paroi du corps, et s'avancent dans la cavité gastrique; ces replis sont toujours composés d'un revêtement endodermique que soutient un axe méso-



dermique, l'ectoderme ne prenant aucune part à leur genèse. Le nombre de ces replis est soumis à des règles fixes ; il commence par être égal à deux, puis passe au chiffre quatre. Certains groupes de l'embranchement en restent là ; mais les autres continuent souvent à en former de nouveaux, ayant même structure et même disposition générale que leurs devanciers, et dont le nombre atteint huit, douze, ou un multiple de ces deux chiffres. Ces replis portent le nom de *cloisons*, et les espaces qui les séparent celui de *loges*.

La région qui embrasse la bouche ne reste pas dressée et libre ; elle s'invagine dans la cavité gastrique et constitue un tube, l'*œsophage*, qui flotte dans cette dernière, et n'est retenue que par des insertions sur les extrémités supérieures des cloisons.

Les caractères des Scyphozoaires sont donc tirés de l'origine gastrulaire de leurs feuillets blastodermiques, de la genèse diffuse du mésoderme aux dépens du protectoderme, de la production des cloisons gastriques, qui naissent chez la larve et persistent chez l'adulte, enfin de la possession d'un tube œsophagien.

La présence, chez divers Scyphozoaires, d'individus affectant la forme de méduses, porte la plupart des naturalistes à rapprocher ces êtres des Hydrozoaires. En réalité, aucune affinité naturelle n'existe ici ; il s'agit seulement d'un phénomène relatif à la concordance des formes par la similitude des adaptations, d'analogies et non d'homologies. La structure diffère dans les deux cas ; les méduses des Scyphozoaires sont privées de voile et de manche ; elles possèdent souvent des tentacules péribuccaux ; elles proviennent de la modification d'individus bien constitués, et cette modification se trouve souvent accompagnée d'une fissiparité très remarquable. Les ressemblances portent seulement sur l'aspect général de flotteur déterminé par l'élargissement en ombrelle de la région supérieure du corps, et ne touchent en rien à la structure fondamentale ni à l'origine.

Tous ces caractères réunis suffisent pour donner à l'em-

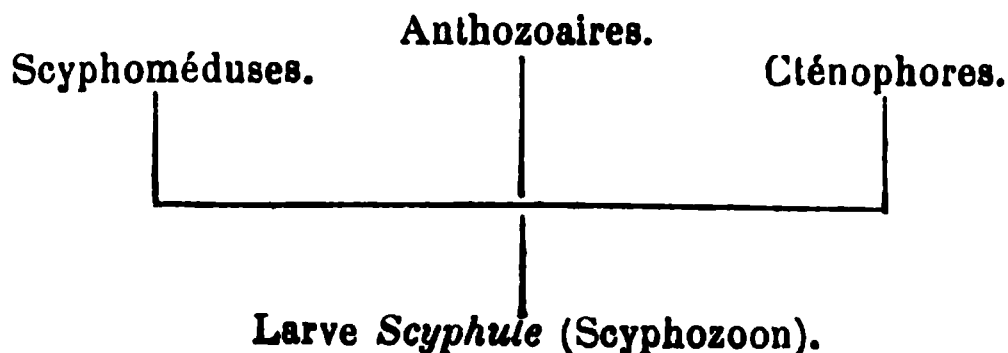
branchement des Scyphozoaires une physionomie propre, une autonomie indiscutable, et pour les séparer des autres Coelentérés, c'est-à-dire des animaux privés comme eux de coelome.

*Classification.* — L'embranchement des Scyphozoaires renferme trois classes : les *Scyphoméduses*, les *Anthozoaires* et les *Cténophores*. Les représentants de la première classe offrent, tout comme les Hydrozoaires, deux aspects : celui de polype et celui de méduse. Souvent même un individu déterminé présente les deux formes durant sa vie, commençant par celle de polype et finissant par celle de méduse ; on le nomme *Scyphistome* dans le premier état, et *Méduse* dans le second. Quelques rares Scyphoméduses seuls, appartenant à la famille des *Lucernaridées*, conservent durant leur vie entière l'aspect de polype. Quoi qu'il en soit, les Scyphoméduses ne portent jamais dans leur cavité gastrique plus de quatre cloisons primaires ; parfois, dans l'état adulte, ces cloisons disparaissent, mais n'en existent pas moins durant le jeune âge. — Les Anthozoaires sont tous des polypes ; le chiffre de leurs cloisons, souvent fort grand, est toujours supérieur à quatre. — Enfin les Cténophores sont des êtres libres, n'ayant en rien l'aspect de polype, mais ne présentant pas non plus la forme médusaire ; leur corps, généralement ovale, ne ressemble à celui des méduses que par sa transparence et par la grande épaisseur de son mésoderme. Les cloisons sont au nombre de quatre et correspondent à celles des autres Scyphozoaires ; seulement, par opposition à ces derniers, la substance mésodermique de ces cloisons s'accroît beaucoup, de manière à les rapprocher mutuellement et à les souder sur leur plus grande étendue. Aussi, tandis que la larve possède quatre cloisons bien distinctes, séparant les uns des autres quatre diverticules de la cavité gastrique, l'adulte n'offre aucune disposition cloisonnaire interne ; les diverticules larvaires sont réduits à des tubes étroits, qui se ramifient dans le corps suivant un plan commun à tous les

Cténophores. De plus, l'œsophage s'allonge, s'unit intimement à la paroi du corps, et constitue l'organe désigné à tort par le nom d'*estomac*. Des appareils locomoteurs, ayant la forme de palettes disposées sur huit rangées longitudinales, contribuent également à donner à ces êtres une physiologie particulière.

SCYPHOZOAIRES..... { SCYPHOMÉDUSES.  
ANTHOZOAIRES.  
CTÉNOPHORES.

*Affinités.* — La larve typique des Scyphozoaires est la *Scyphule* ou *Scyphula*. Cette larve est une gastrule, munie d'un tube œsophagien produit par l'invagination des bords de la bouche dans la cavité gastrique, et de quatre cloisons placées sur la paroi interne de cette cavité. Cette larve, tout en offrant parfois quelques modifications secondaires, existe avec ses caractères fondamentaux dans les trois classes de l'embranchement ; sa présence constante permet de croire qu'elle répond au retour héréditaire d'une forme ancienne, disparue aujourd'hui, qui a été l'ancêtre de ces classes ; cet être hypothétique, dont l'antique existence est dévoilée par les phases du développement, mérite le nom de *Scyphozoon*. A la *Scyphule* et à son correspondant le *Scyphozoon* se rattachent les Scyphoméduses, les Anthozoaires et les Cténophores ; les Scyphoméduses, par le grand nombre des tentacules péribuccaux et la conservation des quatre premières cloisons ; les Anthozoaires, par l'augmentation du chiffre des cloisons gastriques et des tentacules placés autour de la bouche ; enfin les Cténophores, par l'épaississement des quatre cloisons, et par la présence d'organes locomoteurs en palettes.



VI. PLATHELMINTHES. — *Caractères.* — Les Plathelminthes, encore nommés *Platodes*, doivent être considérés comme des Cœlomates, contrairement à l'opinion exprimée par plusieurs naturalistes contemporains, opinion qui sera discutée plus loin.

L'embranchement qu'ils constituent se place à la base même du groupe des Vers; car il renferme des êtres dont l'organisation est fort simple, par rapport à celle de la plupart des Némathelminthes et des Trochozoaires. Ces êtres sont vraiment, et à beaucoup d'égards, les moins complexes des animaux pluricellulaires pourvus d'une cavité générale, d'un cœlome.

Leur nom vient de l'aspect présenté par leur corps, qui est aplati, et beaucoup moins épais que large et long. Cette particularité ne semble pas, au premier abord, constituer un caractère de grande importance; sa valeur est pourtant de premier ordre, à cause de sa constance parfaite, et de son opposition à la forme cylindrique ou massive des Némathelminthes et des Trochozoaires, les deux autres embranchements de la série des Vers. Un second caractère propre aux Platodes porte sur la présence fréquente dans leur cœlome d'un amas cellulaire compact, désigné par l'expression de *parenchyme*; les éléments de ce parenchyme sont des cellules à vacuoles, émettant souvent des expansions qui se ramifient et s'anastomosent avec leurs voisines. Ce tissu, d'origine mésodermique, comble parfois le cœlome presque entier; ailleurs, il est à peine développé; mais d'ordinaire, il laisse intactes quelques portions de cette cavité, qui s'organisent en un système lacunaire plus ou moins développé. Un dernier caractère des Plathelminthes est offert par leur embryogénie. Autant qu'il est permis d'en juger d'après le petit nombre des évolutions dilatées présentées par eux, et la minime quantité des recherches faites sur elles, le mésoderme provient d'un protendoderme initial. Celui-ci est engendré suivant le mode gastrulaire; les éléments qui le constituent se multiplient activement et produisent de nom-

breuses cellules, qui se détachent et s'insinuent entre lui et l'ectoderme pour donner naissance au mésoderme; après quoi le protendoderme restant conserve ses connexions premières, et se convertit en endoderme définitif. Le mésoderme des Plathelminthes est donc un feuillet autonome, issu d'initiales nombreuses qui dérivent du protendoderme. Il est moins aisé de discerner les faits dans les développements condensés; il résulte cependant des observations acquises que le mésoderme et l'endoderme proviennent tous deux des mêmes blastomères; ces derniers se distinguent par leur grande taille et par leur richesse en deutolécithe de ceux qui sont chargés de donner naissance à l'ectoderme; il est donc permis de considérer leur ensemble comme répondant aussi à un protendoderme. La notion déduite des embryogénies dilatées s'applique donc également à celles qui ne le sont pas.

Ainsi, les caractères des Plathelminthes sont tirés de l'origine de leur mésoderme, formé par un protendoderme initial, de la présence d'un parenchyme ou tissu de remplissage du cœlome, et enfin de l'aspect aplati de leur corps.

Plusieurs auteurs, appartenant presque tous à l'école allemande, estiment que les Platodes sont privés de cœlome et les désignent, en conséquence, par le nom de *Vers acœliens*; ils se basent ensuite sur cette opinion première pour rapprocher ces animaux des Cœlentérés supérieurs et notamment des Cténophores. L'absence d'un cœlome, chez les Platodes, est cependant loin d'être démontrée; certains de ces animaux, par exemple les Némertines et la plupart des Rhabdocœles, possèdent certainement une cavité générale du corps, tantôt simple, tantôt divisée en lacunes; les autres Plathelminthes offrent aussi des lacunes, moins nombreuses à la vérité et plus petites, mais présentes cependant. Ces différences paraissent tenir à des variations dans l'extension du parenchyme; tantôt ce tissu est peu développé, aussi laisse-t-il libre la majeure partie de la cavité cœlomique; tantôt il est fort épais, et comble le cœlome presque entier. L'exis-

tence chez tous les Platodes d'un appareil excréteur ramifié, dont les branches terminales et internes sont pourvues d'ouvertures, concorde peu avec l'absence de toute cavité intérieure. En outre, les développements dilatés montrent avec évidence que, dans la gastrule, le protendoderme reste éloigné de l'ectoderme et séparé de lui par un vaste espace libre; les initiales mésodermiques pénètrent dans cet espace, mais ne le remplissent pas, et laissent entre elles des vides dont l'ensemble constitue le coelome.

En résumé, les Plathelminthes présentent vraiment une cavité générale du corps, et sont des Coelomates; les divergences à cet égard tiennent au volume plus ou moins grand du tissu parenchymateux. Partant, leurs relations avec les Cténophores ne sont rien moins que certaines; ces derniers animaux sont des Coelentérés, dont le mésoderme compact provient de l'ectoderme, et aucune des particularités importantes de leur organisation ne concorde avec leurs similaires des Platodes. Il n'est, au demeurant, pas très logique de chercher parmi les Coelentérés supérieurs les affinités des Coelomates inférieurs; l'évolution du monde animal ne s'est pas effectuée en série linéaire, du moins tout le prouve. En l'état actuel de nos connaissances, il est plus naturel de croire que ces deux groupes de Métazoaires ne sont unis l'un à l'autre que par les premières phases de leur vie embryonnaire, et n'ont ensuite rien de commun. — Quelques naturalistes ont bien décrit deux êtres, la *Cæloplana* et la *Ctenoplana*, qui, dans leur esprit, effectueraient une transition des Cténophores aux Plathelminthes; mais il est bon de remarquer qu'une question de cette importance ne doit pas être résolue seulement avec les descriptions de quelques détails d'organisation. Il faudrait, pour établir avec certitude la réalité de cette transition, connaître en son entier le développement et la structure définitive de ces deux animaux, ce qui est loin d'être fait.

En appréciant les choses suivant leur valeur, il paraît donc indiscutable que les Platodes sont de vrais Coelomates.

A ce titre, et d'après le développement de leur mésoderme, d'après celui de leur cœlome, ils rentrent dans le groupe des Vers, et constituent le premier embranchement de ce groupe. Leurs relations avec les autres Vers, c'est-à-dire avec les Némathelminthes et les Trochozoaires, ne sont guère accusées que par les premières phases de la vie embryonnaire dans les évolutions dilatées. Les larves des Trochozoaires possèdent un appareil excréteur, le *rein primitif*, qui ressemble de tous points à celui des Plathelminthes ; ces larves ne diffèrent de celles des Platodes que par la réduction du nombre des initiales mésodermiques, par l'apparition plus précoce des organes excréteurs, et par le mode d'accroissement que subit leur corps pour passer à l'état adulte.

Les relations entre les Platodes et les Trochozoaires sont fort lointaines, puisqu'elles ne s'adressent qu'aux premières phases larvaires. Il est donc impossible d'accepter l'opinion de plusieurs auteurs, de Lang entre autres, qui voudraient trouver parmi les Platodes parfaits les relations de certains Trochozoaires. Ce naturaliste, ayant remarqué que l'intestin d'un Plathelminthe, la *Gunda segmentata*, émet des diverticules latéraux régulièrement placés à des distances égales les uns des autres, a comparé cette disposition à celle présentée par les Annélides, et a vu dans la première le point de départ de la seconde.

Il faut croire qu'il s'agit en cela d'une simple concordance de formes, comme les êtres organisés en montrent si souvent, et non pas d'une affinité réelle. Les *Gunda* ne possèdent nullement le mésoderme segmenté caractéristique des vraies Annélides, et tout se borne à des analogies dans l'aspect de plusieurs organes.

Il est plus difficile d'apprécier les affinités des Platodes et des Némathelminthes ; les circonstances importantes du développement de ces derniers, c'est-à-dire l'origine et l'évolution des feuilletts blastodermiques, ne sont pas encore connues d'une façon suffisante. Quant aux Myzostomes, leur embryogénie a fourni à un si petit nombre de recherches,

qu'il est impossible d'affirmer à leur égard quoi que ce soit, sauf cependant leur place parmi les Vers.

*Classification.* — L'embranchement des Plathelminthes se compose de quatre classes : les *Turbellariés*, les *Némertines*, les *Trématodes* et les *Cestodes*. Les deux premières se distinguent des deux autres en ce que la vie de leurs représentants est généralement libre ; leur ectoderme est couvert de cils vibratiles, et leurs organes des sens sont relativement bien développés. Par contre, les animaux appartenant aux deux autres classes sont tous parasites, privés à l'état adulte d'organes sensitifs et de cils vibratiles ectodermiques. Les Némertines diffèrent des Turbellariés par la complexité plus grande de leur corps, notamment par celle de leurs centres nerveux, et par la possession d'un appareil circulatoire sanguin, qui ne communique en rien avec le tube digestif, ni avec les lacunes du parenchyme ; les Turbellariés sont constamment privés d'un tel appareil. La présence de vaisseaux dans le corps des Némertines est un argument de plus en faveur de l'opinion qui donne un cœlome à ces êtres ; car on ne concevrait pas une telle disposition sans l'existence préalable d'une cavité cœlomique. Aussi les partisans de l'opinion contraire séparent-ils les Némertines des Plathelminthes pour en faire un groupe autonome, ne tenant ainsi nul compte des affinités indiscutables qui unissent les premières aux Turbellariés ; cela dans le but d'élaguer des faits gênants pour leur théorie systématique. Et cependant ces affinités sont telles, entre les Némertines et les Turbellariés, qu'un grand nombre de naturalistes constituent avec ces deux classes un seul et même groupe, et considèrent celles-là comme des Turbellariés d'une organisation plus complexe que les autres.

Les deux autres sous-classes de l'embranchement diffèrent entre elles par le tube digestif ; les Trématodes possèdent toujours un appareil intestinal, alors que les Cestodes en sont complètement privés. Il est cependant une exception



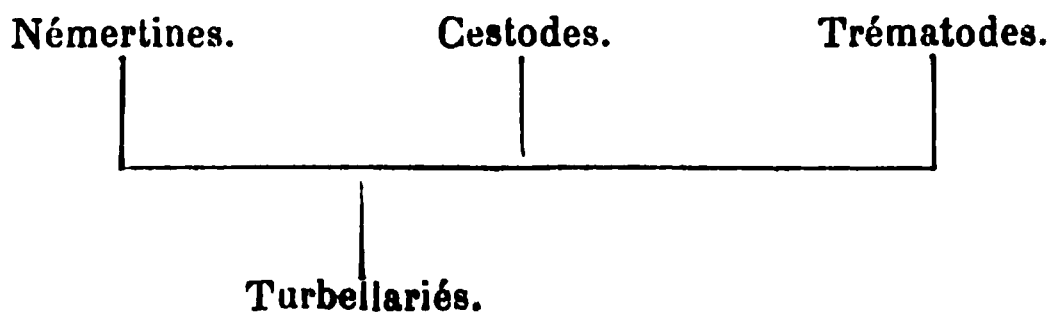
offerte par les Cestodes inférieurs appartenant à la famille des *Amphilinidés*; ces animaux offrent, dans la région antérieure de leur corps, une petite dépression, que l'on considère comme un rudiment de tube digestif. Ce rudiment, par sa minime étendue et son aspect simple, ne rappelle en rien l'intestin volumineux et souvent ramifié des Trématodes.

PLATHELMINTHES ou <i>Platodes</i> ....	{ TURBELLARIÉS. NÉMERTINES. TRÉMATODES. CESTODES.

A ces quatre classes, il faudra sans doute ajouter celle des *Acanthocéphales*, souvent placée dans l'embranchement des Némathelminthes. Des recherches récentes, dues à R. Kœhler, ont démontré que la structure des premiers ne concorde pas avec celle des seconds, et se rapproche plutôt de celle des Cestodes; mais pour juger de la chose d'une façon définitive, il faudrait posséder sur le développement des Acanthocéphales plus de documents que nous n'en avons.

*Affinités.* — Les larves des Platodes sont encore trop peu connues pour que l'on puisse déduire de leur étude les affinités réelles, et il faut s'adresser presque exclusivement à l'organisation définitive pour les concevoir. Les plus simples de ces animaux sont les Turbellariés. Les Némertines sont des Turbellariés complexes, et se relie du reste à ces derniers par plusieurs formes intermédiaires, comme les *Microstomides*. Les Trématodes se rattachent étroitement à cet ordre des Turbellariés qui est désigné par le nom de *Dendrocœles*, et caractérisé par l'existence de ramifications intestinales dans le corps; les affinités sont tellement évidentes qu'il est presque permis de considérer les Trématodes comme des Dendrocœles adaptés à une vie parasitaire. Les connexions des Cestodes sont plus difficiles à préciser; cependant les *Amphilinidés* déjà cités s'unissent d'assez près aux Trématodes, sauf pour ce qui touche au tube digestif.

Mais l'adaptation à l'endoparasitisme étant une cause constante de rabougrissement et d'atrophie des organes nutritifs, il est probable que cette particularité des Cestodes doit être attribuée à leur mode de vie; en conséquence, on est autorisé à admettre que les Cestodes les plus simples se rattachent aux Trématodes.



VII. NÉMATHELMINTHES. — *Caractères.* — Les Némathelminthes, encore nommés *Vers ronds*, sont caractérisés par un certain nombre de faits tenant à leur structure définitive; les particularités de leur développement sont peu connues encore. Le corps de ces animaux est rond, cylindrique; leur cavité générale n'est point obstruée par du parenchyme; leurs fibres contractiles appartiennent au groupe des tissus épithélio-musculaires; enfin, leurs glandes sexuelles sont simples, tubuleuses, et nullement divisées en germigènes et vitellogènes épars dans le corps. Autant qu'il est permis d'en juger d'après cette organisation, le mésoderme de ces animaux doit évoluer suivant le mode épithélial, et ne point subir de dissociation mésenchymateuse, contrairement à ce qu'il en est pour les Plathelminthes; cela n'empêche pas le coelome d'être un schizocœle comme celui de ces derniers.

L'observation déjà faite au sujet de la forme plate du corps des Plathelminthes est applicable à la forme ronde des Némathelminthes; du moment où cet aspect est général, où il se présente avec constance chez tous les représentants du groupe, il possède une grande valeur morphologique, et doit être considéré comme un caractère de premier ordre. Telle était bien, du reste, l'opinion des anciens naturalistes, qui désignaient ces divers êtres par les noms de *Vers plats*

dermique, l'ectoderme ne prenant aucune part à leur genèse. Le nombre de ces replis est soumis à des règles fixes ; il commence par être égal à deux, puis passe au chiffre quatre. Certains groupes de l'embranchement en restent là ; mais les autres continuent souvent à en former de nouveaux, ayant même structure et même disposition générale que leurs devanciers, et dont le nombre atteint huit, douze, ou un multiple de ces deux chiffres. Ces replis portent le nom de *cloisons*, et les espaces qui les séparent celui de *loges*.

La région qui embrasse la bouche ne reste pas dressée et libre ; elle s'invagine dans la cavité gastrique et constitue un tube, l'*œsophage*, qui flotte dans cette dernière, et n'est retenue que par des insertions sur les extrémités supérieures des cloisons.

Les caractères des Scyphozoaires sont donc tirés de l'origine gastrulaire de leurs feuilletts blastodermiques, de la genèse diffuse du mésoderme aux dépens du protectoderme, de la production des cloisons gastriques, qui naissent chez la larve et persistent chez l'adulte, enfin de la possession d'un tube œsophagien.

La présence, chez divers Scyphozoaires, d'individus affectant la forme de méduses, porte la plupart des naturalistes à rapprocher ces êtres des Hydrozoaires. En réalité, aucune affinité naturelle n'existe ici ; il s'agit seulement d'un phénomène relatif à la concordance des formes par la similitude des adaptations, d'analogies et non d'homologies. La structure diffère dans les deux cas ; les méduses des Scyphozoaires sont privées de voile et de manche ; elles possèdent souvent des tentacules péribuccaux ; elles proviennent de la modification d'individus bien constitués, et cette modification se trouve souvent accompagnée d'une fissiparité très remarquable. Les ressemblances portent seulement sur l'aspect général de flotteur déterminé par l'élargissement en ombrelle de la région supérieure du corps, et ne touchent en rien à la structure fondamentale ni à l'origine.

Tous ces caractères réunis suffisent pour donner à l'em-

branchement des Scyphozoaires une physionomie propre, une autonomie indiscutable, et pour les séparer des autres Coelentérés, c'est-à-dire des animaux privés comme eux de coelome.

*Classification.* — L'embranchement des Scyphozoaires renferme trois classes : les *Scyphoméduses*, les *Anthozoaires* et les *Cténophores*. Les représentants de la première classe offrent, tout comme les Hydrozoaires, deux aspects : celui de polype et celui de méduse. Souvent même un individu déterminé présente les deux formes durant sa vie, commençant par celle de polype et finissant par celle de méduse ; on le nomme *Scyphistome* dans le premier état, et *Méduse* dans le second. Quelques rares Scyphoméduses seuls, appartenant à la famille des *Lucernaridées*, conservent durant leur vie entière l'aspect de polype. Quoi qu'il en soit, les Scyphoméduses ne portent jamais dans leur cavité gastrique plus de quatre cloisons primaires ; parfois, dans l'état adulte, ces cloisons disparaissent, mais n'en existent pas moins durant le jeune âge. — Les Anthozoaires sont tous des polypes ; le chiffre de leurs cloisons, souvent fort grand, est toujours supérieur à quatre. — Enfin les Cténophores sont des êtres libres, n'ayant en rien l'aspect de polype, mais ne présentant pas non plus la forme médusaire ; leur corps, généralement ovale, ne ressemble à celui des méduses que par sa transparence et par la grande épaisseur de son mésoderme. Les cloisons sont au nombre de quatre et correspondent à celles des autres Scyphozoaires ; seulement, par opposition à ces derniers, la substance mésodermique de ces cloisons s'accroît beaucoup, de manière à les rapprocher mutuellement et à les souder sur leur plus grande étendue. Aussi, tandis que la larve possède quatre cloisons bien distinctes, séparant les uns des autres quatre diverticules de la cavité gastrique, l'adulte n'offre aucune disposition cloisonnaire interne ; les diverticules larvaires sont réduits à des tubes étroits, qui se ramifient dans le corps suivant un plan commun à tous les

cés dans ce groupe possèdent cependant, d'une manière permanente et sans jamais la compliquer, la simplicité organique des Trochophores ; ces êtres sont les Rotifères, dont plusieurs rappellent à s'y méprendre des larves d'Annélides ou de Mollusques, qui, étant pourvues d'organes sexuels, seraient capables de se perpétuer elles-mêmes.

Le caractère principal de l'embranchement est donc tiré de la présence constante, au début des évolutions embryonnaires dilatées — et toutes les subdivisions de l'embranchement possèdent de telles évolutions — d'une larve Trochophore ; cette larve possède des particularités à elle propres, que l'on ne trouve rassemblées chez aucune autre forme embryonnaire. Parmi les animaux qui appartiennent à cet embranchement, les uns, les Rotifères, ne dépassent point l'état de Trochophore, et ne perfectionnent pas davantage leur organisme ; les autres poussent plus loin leur évolution, compliquent parfois leur structure à l'excès ; mais au lieu de la diriger dans le même sens, comme il en est pour les Vertébrés et les Arthropodes par exemple, se modifient de manières diverses. Les ressemblances premières s'effacent peu à peu, et souvent les adultes paraissent faire partie de types distincts, tels les Mollusques et les Annélides, alors qu'en réalité leurs dispositions organiques dissemblables résultent seulement de transformations différentes effectuées sur une base identique. Et même certains systèmes de l'économie montrent des traces évidentes de la concordance première ; tels sont les appareils excréteurs, les *néphridies*, de tous les Trochozoaires, qui offrent à peu de chose près le même aspect général, celui de conduits pairs et symétriques faisant communiquer le cœlome ou ses dépendances avec le dehors.

Les caractères des Trochozoaires se ramènent donc à ceux de la larve Trochophore. Cette dernière est une gastrule pourvue d'un anus, possédant ainsi deux ouvertures entériques, et dont les particularités principales tiennent au mésoderme, au cœlome, aux appareils excréteurs, et à la dispo-

sition des cils vibratiles dont l'ectoderme est couvert. Le mésoderme est produit par des initiales qui dérivent du protendoderme ; comme ce dernier feuillet est séparé du protectoderme par un espace assez vaste, qui correspond au reste de la cavité blastocœlienne, les initiales parviennent dans cette cavité et s'y organisent hâtivement en un *mésenchyme primaire* ou *initial*. Celles qui, parmi ces cellules mésodermiques, sont situées dans la région destinée à grandir plus que les autres pour donner le corps de l'adulte, se multiplient plus rapidement que leurs voisines, et forment des amas compacts, les *bandelettes*, qui engendreront le mésoderme définitif. Ce dernier évolue, tantôt suivant le procédé épithélial, et tantôt suivant le mode mésenchymateux ; dans ce dernier cas, les éléments dont il se compose se mélangent à ceux du mésenchyme primaire, et il est impossible de les distinguer les uns des autres.

Le cœlome est un schizocœle, parfois simple, parfois lacuneux ; certains Brachiopodes feraient seuls exception, s'il faut en croire des observations déjà anciennes faites par Kowalevsky, car leur cavité générale serait un entérocoele. Les appareils excréteurs apparaissent hâtivement, et existent chez les larves bien jeunes, dès le début de la phase Trochophore ; ils se composent de deux tubes symétriques, dont le canal est creusé dans le protoplasme des cellules de la paroi, qui débouchent au dehors par l'une de leurs extrémités, et portent à l'autre un pavillon dont l'orifice est parfois obstrué par une mince lame protoplasmique. Ces organes sont les *reins céphaliques*, les *premières néphridies* ou *néphridies primordiales* ; elles se modifient ensuite de façon diverse pour produire les appareils excréteurs de l'adulte, les *secondes néphridies* ou *néphridies définitives*, encore nommées, suivant les groupes, tantôt *organes segmentaires* et tantôt *organes de Bojanus*. Les néphridies primordiales font communiquer le blastocœle de la Trochophore avec le dehors, soit directement, soit à travers la lame protoplasmique qui obture l'orifice interne ; la partie qui débouche à l'extérieur est

produite par l'ectoderme, la région profonde est par contre d'origine mésenchymateuse primaire. Le vrai mésoderme prend ensuite naissance ; ces tubes augmentent de taille à ses dépens, se mettent en relation avec les cavités coelomiques qu'il limite, et se convertissent en néphridies définitives. Aussi ces dernières mettent-elles en rapport, tout comme les appareils dont elles dérivent, le coelome ou ses dépendances avec les milieux environnants.

L'ectoderme de la Trochophore est couvert de cils vibratiles qui servent à la locomotion. Ces appendices ne sont pas toujours disposés de la même manière ; ils recouvrent rarement le corps entier, et sont d'ordinaire localisés en certaines régions. Ils cerclent le plus souvent l'embryon à la manière de couronnes transversales, dont le nombre varie suivant l'espèce à laquelle appartient la larve, et même suivant l'âge des larves ; cette particularité n'est donc en rien un caractère distinctif. L'une de ces couronnes ne manque presque jamais : c'est la *couronne orale*, placée au niveau de la bouche, et composée souvent de cils plus longs que les autres. Elle est d'habitude assez large pour encadrer la bouche entière ; elle est plus réduite ailleurs, et se trouve reportée soit en avant, soit en arrière de l'orifice buccal ; ces variétés d'aspect sont souvent assez persistantes, et se retrouvent avec une fréquence suffisante chez les Trochophores appartenant à un même groupe, pour qu'on leur accorde une certaine valeur dans la recherche des affinités naturelles.

Plusieurs auteurs rapprochent certains groupes des Trochozoaires de divers types d'Entérocoéliens ; telles sont les Annélides que l'on met parfois à côté des Vertébrés. Il est vrai que les organes excréteurs et le mésoderme de ces derniers animaux se modifient presque de la même manière que leurs correspondants des Annélides ; mais il ne faut pas oublier que l'origine première du mésoderme et du coelome des uns est entièrement différente de celle offerte par les autres. Le coelome des Vertébrés est un entérocoele, leur mésoderme est épithélial lors de son apparition ; le coelome des Annélides,

comme celui des autres Trochozoaires, est un schizocœle, et les premières ébauches de leur mésoderme sont mésenchymateuses. Du reste, l'évolution du mésoderme des premiers ne concorde pas entièrement avec celle montrée par les seconds. Les deux séries de transformations ont ceci de commun qu'elles aboutissent à la division du feuillet moyen et de ses cavités en segments placés les uns derrière les autres ; or, cette division atteint le mésoderme entier chez les Annélides, et se borne, chez les Vertébrés, à s'effectuer dans la seule région dorsale de l'embryon. — On place encore, et cette opinion était beaucoup plus répandue autrefois qu'aujourd'hui, les Annélides à côté des Arthropodes, en se basant sur l'aspect annelé du corps. Une telle forme est le résultat, pour les premières, de la segmentation du mésoderme, qui modifie d'une manière corrélative les dépendances des deux autres feuillets ; alors qu'elle provient, chez les seconds, de la présence d'étranglements entre les paires de pattes, étranglements qui intéressent les seules couches superficielles de l'organisme, ne dépendent en rien du mésoderme, contrairement à l'avis de divers embryologistes, et sont destinés à faciliter la flexion du corps.

Les véritables relations des Trochozoaires sont du côté des autres Vers, des Némathelminthes et des Plathelminthes.

Ces relations sont accusées à la fois par les phénomènes du développement embryonnaire, et par certains détails de la structure définitive. Le mésoderme des uns et des autres est produit par des initiales ; leur cœlome est toujours un schizocœle ; des appareils excréteurs bâtis sur le type des néphridies ne font jamais défaut ; cependant, et en cela consiste la principale différence, les néphridies des Trochozoaires sont plus précoces que celles des Platyodes et des Némathelminthes. Ces organes existent déjà dans la larve Trochophore des premiers, alors que leurs vestiges ne s'accusent pas encore chez les embryons des deux autres, au moment où ils arrivent à des états correspondants ; de plus, la couronne vibratile orale, si constante chez les Trocho-



phores, auxquelles elle ne manque presque jamais, et qui leur donne un aspect particulier aisément reconnaissable, n'existe pas chez les larves des autres Vers, ou n'est pas aussi bien développée. Ces deux caractères distinctifs ne peuvent cependant masquer les affinités indiscutables qui unissent ces trois embranchements, s'établissent dès les premières phases du développement, et s'atténuent ensuite suivant la direction et la complexité de l'évolution ultérieure; c'est à tort, en effet, que certains auteurs, Lang entre autres, ont voulu trouver parmi des Plathelminthes déjà bien élevés les ébauches de l'organisation des Annélides.

Plusieurs faits tenant à la structure définitive contribuent également à indiquer les relations qui unissent ces êtres. Ainsi, les appareils excréteurs des Platodes ressemblent à des néphridies primordiales de Trochozoaires accrues et ramifiées, mais faisant toujours communiquer les espaces coelomiques avec le dehors. De même, les ressemblances évidentes, établies entre les Némathelminthes inférieurs et les Trochozoaires les plus simples, prouvent pour leur part la réalité des connexions qui rattachent les premiers aux seconds.

*Classification.* — L'embranchement des Trochozoaires est de beaucoup le plus riche en classes; mais ces classes, se laissant rassembler avec facilité en groupes d'une plus grande amplitude, permettent de donner une classification méthodique.

L'embranchement entier est d'abord divisé en deux parties : les PRÉTROCHOZOAIREs, et les EUTROCHOZOAIREs ou Trochozoaires vrais. Les premiers sont caractérisés par leur simplicité organique, qui ne dépasse pas celle d'une larve Trochophore; les cils vibratiles de la couronne orale sont conservés en leur place; le mésoderme est représenté par quelques cellules mésenchymateuses; les néphridies primordiales gardent leur disposition première; enfin la structure entière est celle d'une Trochophore, plus ou moins modifiée dans sa forme générale, et qui serait pourvue d'organes sexuels. Les

Prétrochozoaires ne comprennent qu'une classe : celle des *Rotifères* ou *Rotateurs*, dont les affinités avec les Prénéma-thelminthes sont déjà connues.

Les Eutrochozoaires parviennent, dans leur structure, à une complexité plus grande que celle de la larve Trochophore, et atteignent sous ce rapport, dans certains cas, chez les Mollusques par exemple, une grande hauteur. La structure est plus simple, par contre, chez d'autres animaux, comme les Bryozoaires, mais elle est supérieure cependant à celle des Rotifères. Le mésoderme est plus épais, formé par un nombre de cellules plus élevé; la paroi du corps présente des appendices, tentacules ou pieds, que les Prétrochozoaires ne montrent jamais; la couronne orale n'existe plus, et disparaît dans le cours des phases embryonnaires, soit en totalité, soit en se transformant par la présence de tentacules placés autour de la bouche; enfin les néphridies subissent le plus souvent des modifications très étendues, qui leur donnent une structure compliquée. Les caractères qui séparent les Prétrochozoaires des Eutrochozoaires sont naturellement d'autant plus accentués que la supériorité organique de ces derniers est plus grande; ils sont moins prononcés dans le cas des Bryozoaires déjà signalés, qui se rapprochent à certains égards des Rotifères, et servent à établir, dans la nature actuelle, une transition entre l'un et l'autre groupe; mais ils sont cependant assez nets dans leur ensemble pour satisfaire aux exigences d'une classification.

Les Eutrochozoaires se divisent à leur tour en MONOMÉRIQUES et POLYMÉRIQUES, suivant l'aspect que prennent le mésoderme et le cœlome dans leur évolution. Le mésoderme des derniers, et par conséquent le cœlome qu'il contient, se fragmente en *segments*, nommés encore *métamères* ou *anneaux*, placés les uns derrière les autres, en une file qui va de l'extrémité antérieure du corps à l'extrémité postérieure; ces segments entourent l'intestin à la manière des grains d'un chapelet autour du lien qui les relie. Chacun d'eux renferme un espace cœlomique, qui s'est séparé de celui du métamère

suivant et du métamère précédent. Les bandes de tissus mésodermiques qui isolent ainsi les cavités sont nommées *cloisons* ou *dissépiments*; elles s'insèrent d'une part sur l'intestin et de l'autre sur la paroi du corps; leurs insertions amènent des deux côtés la production d'étranglements qui donnent souvent à la paroi somatique et à celle du tube digestif un aspect annelé. Les néphridies primordiales se partagent d'ordinaire en plusieurs tronçons, disposés symétriquement et par paires, de telle façon que chaque segment mésodermique contienne une paire de ces appareils; c'est de ce fait que provient du reste l'expression d'*organes segmentaires* appliquée souvent aux néphridies définitives. De tels changements ne se produisent point chez les Monomériques; le mésoderme ne se fragmente pas, soit qu'il évolue suivant le mode épithélial, soit, et c'est là le cas le plus fréquent, qu'il se développe d'après le procédé mésenchymateux. Dans ce dernier cas, le coelome se divise souvent en lacunes; mais ces espaces ne sont jamais placés régulièrement les uns derrière les autres comme ceux des Polymériques. Les néphridies primordiales persistent, soit en totalité, soit en partie, et ne se coupent pas en tronçons; elles se bornent à accroître leur taille et à épaissir leurs parois; aussi les adultes possèdent-ils deux organes excréteurs, tout comme leur larve, et non un plus grand nombre. Parfois cependant il existe quatre de ces appareils, qui tantôt parviennent tous à persister chez l'adulte, et tantôt disparaissent sauf un ou deux. Une telle augmentation du chiffre des néphridies est peut-être en rapport avec la division d'une partie du mésoderme en deux ou trois segments; ce fait, qui paraît exister chez les Mollusques, justifierait l'expression d'*Oligomériques* donnée parfois aux Monomériques. Il ne faut pas oublier cependant que le nombre des segments mésodermiques ne dépassant jamais deux ou trois, est de beaucoup inférieur à celui présenté par les Polymériques, et qu'il est impossible de trouver chez l'adulte une division réelle du corps en deux ou trois anneaux. Cette segmentation s'ébauche chez la larve, se signale seulement

par l'apparition de deux paires de néphridies et non d'une seule, s'indique à peine dans le mésoderme lui-même, et disparaît ensuite.

Les Trochozoaires monomériques comprennent deux séries : celle des *Mollusques* ou *Vélifères*, et celle des *Tentaculifères*. La première est caractérisée par les faits suivants : la couronne orale de la larve, souvent élargie en deux lobes et nommée *voile* ou *velum*, est formée de cils vibratiles fort longs et très mobiles, alors que ces appendices manquent dans les autres régions du corps ou sont plus petits ; le voile disparaît à mesure que l'embryon se rapproche de l'état adulte, et la région qui le portait ne subit aucune autre modification. Dans la grande majorité des cas, l'augmentation de taille, qui a pour effet de convertir le prosome larvaire en métasome, s'effectue sans offrir beaucoup d'inégalités. Le développement du mésoderme s'opère toujours d'après le procédé mésenchymateux, et un deutocœlome se creuse fréquemment autour des principaux viscères.

Les caractères des Tentaculifères portent de préférence sur les modifications subies par la région buccale. Cette région est munie, chez la jeune Trochophore, d'une couronne orale, qui souvent ne reste pas localisée à la zone antérieure du corps, et, tout en partant de la bouche, se dirige obliquement vers les parties voisines de l'anús. Puis, et cela hâtivement, les alentours de la bouche se garnissent de tentacules couverts de cils vibratiles, disposés en un cercle péribuccal, qui servent d'organes de locomotion ou de préhension, et vont en s'agrandissant jusqu'à ce que l'état adulte soit atteint ; ces tentacules existent chez tous les Tentaculifères, et font constamment défaut aux Vélifères. En outre, l'accroissement de la larve est fort inégal, car la région comprise entre la bouche et l'anús, et opposée à l'ébauche du cerveau, est seule employée pour la constitution du corps définitif de l'adulte ; la majeure partie du prosome larvaire ne subit qu'une augmentation relativement insignifiante. Le développement du mésoderme s'effectue assez souvent d'après le

mode mésenchymateux, et plus rarement suivant le procédé épithélial.

Le type des Mollusques se subdivise en deux sous-types : les *Prémollusques* ou *Mollusques inférieurs*, et les *Eumollusques* ou *Mollusques vrais*. Les caractères des premiers tiennent à la simplicité de leur structure ; ils sont accusés par tous les appareils de l'économie, notamment par le système nerveux et par le cœlome avec ses dépendances. Dans certains cas, les centres nerveux se réduisent à un collier œsophagien qui envoie dans le corps deux paires de nerfs longitudinaux ; dans d'autres, les centres sont représentés par plusieurs paires de ganglions, mais le cœlome se compose seulement de grandes lacunes, et ne s'organise pas en un système circulatoire muni d'un cœur. Les appareils respiratoires font défaut, ou sont à peine ébauchés ; les néphridies et les glandes sexuelles possèdent également une disposition fort simple. Les *Prémollusques* comprennent deux classes : les *Amphineuriens* et les *Solénoconques*.

Les *Amphineuriens* (*Solénogastres* ou *Néoménides*, et *Platygastres* ou *Chitonides*) ont parfois un cœlome assez complexe ; mais leurs centres nerveux sont bornés à deux paires de nerfs longitudinaux qui s'unissent à un collier œsophagien. De plus, leurs téguments contiennent des spicules calcaires, assez nombreux dans certains cas pour former des plaques par leur coalescence. Les *Solénoconques* possèdent une vraie coquille, c'est-à-dire une cuticule encroûtée de calcaire, et ne montrent jamais de spicules ; leurs centres nerveux sont groupés en ganglions pairs ; mais ils n'ont ni branchies, ni cœur, ni appareil circulatoire bien défini.

Les *Prémollusques* sont les plus simples de tous les Véli-fères, et c'est parmi eux qu'il convient de chercher les affinités des *Eumollusques* ; ces derniers se rapprochent plus des *Solénoconques* que des *Amphineuriens*. Ils ont souvent, comme ceux-là, une coquille ou cuticule calcaire, et possèdent toujours des ganglions nerveux disposés par paires ;

mais ils offrent en surplus un coelome organisé, soit en totalité, soit en partie, de manière à constituer un appareil circulatoire muni d'un cœur ; et ils sont pourvus, sauf quelques rares exceptions, de branchies bien délimitées. Les Eumolusques ou Mollusques vrais se subdivisent en *Acéphalés* et *Céphalophores*, suivant que la région buccale se confond avec le corps, ou se distingue d'elle en formant une tête. Les Acéphalés ne renferment qu'une classe, celle des *Lamellibranches*. Les Céphalopodes en comprennent trois : les *Gastéropodes* ou *Platypodes*, dont le pied volumineux, simple et aplati, s'étend sur toute la face ventrale du corps ; les *Ptéropodes*, dont le petit pied muni de deux expansions latérales, les *épipodes*, qui servent de nageoires, entoure la bouche ; enfin, les *Céphalopodes*, qui ont bien leur pied autour de la bouche, comme les précédents, mais le portent divisé en longs tentacules, et replient leurs épipodes l'un autour de l'autre pour constituer avec eux l'appareil nommé *entonnoir*.

Le type des *Tentaculifères* se divise en deux séries : celle des *Tentaculifères vrais* ou *Brachifères*, et celle des *Rhynchophores*. Ces derniers montrent bien des tentacules autour de la bouche ; mais, de plus, la région qui possède ces appendices est capable de s'invaginer dans l'intérieur du corps par le moyen de muscles spéciaux. Toute leur extrémité antérieure du corps est susceptible ainsi de se rétracter ou de se projeter au dehors, en jouant le rôle d'une véritable trompe. Cette série ne compte qu'une classe, celle des *Sipunculiens*, encore nommée classe des *Géphyriens inermes* ; parfois, chez les *Priapulides*, les tentacules sont fort petits ou absents même. — La région orale des Brachifères n'est point rétractile dans l'intérieur du corps ; certains Bryozoaires semblent bien faire exception sous ce rapport, mais la faculté rétractile appartient à leur corps tout entier, qui a la propriété de se contracter dans la cavité de la loge dont il s'entoure. Les tentacules péribuccaux, grands, couverts de cils vibratiles et parfois de soies, servent à la préhension des aliments et à la

respiration. Les Brachifères comprennent deux groupes, les *Hématobrachiés* et les *Cœlobrachiés*. Les premiers, comme leur nom l'indique, possèdent des vaisseaux sanguins séparés de la cavité générale, ne communiquant pas avec elle, et envoyant des rameaux dans les tentacules. Les seconds sont constamment privés de vaisseaux sanguins véritables ; aussi leur appareil circulatoire est-il représenté par les seules lacunes du cœlome, qui existent tout aussi bien dans les tentacules que dans le reste du corps. Deux classes font partie des Cœlobrachiés : celle des BRACHIOPODES, caractérisée de préférence par la possession d'une coquille bivalve enveloppant la majeure partie du corps ; et celle des BRYOZOAIREs, toujours privés d'une telle coquille, et dont les tentacules sont d'ordinaire insérés sur le corps au lieu d'être portés par des expansions de la région péribuccale. Les Hématobrachiés se réduisent à la seule classe des PHORONIDIENS, encore nommés GÉPHYRIENS TUBICOLES.

Le sous-embranchement des Trochozoaires polymériques comprend deux types principaux : celui des ANNÉLIDES et celui des PSEUDANNÉLIDES. Les premiers, ou *Polymériques intacts*, conservent durant leur vie entière les segments mésodermiques qui naissent chez la larve ; aussi leur corps présente-t-il un aspect annelé caractéristique, qui justifie bien leur nom. Tel n'est pas le cas des Pseudannélides ou *Polymériques détruits* ; des métamères nombreux font bien leur apparition dans le feuillet moyen de leurs embryons, mais ils se détruisent ensuite, et le métasome de l'adulte paraît simple tout comme celui des Monomériques, alors qu'il dérive en réalité d'un prosome segmenté. Certaines Annélides, appartenant à la classe des Chétopodes, établissent une transition vers ces dernières, en ce sens que les cloisons de plusieurs anneaux disparaissent vers l'âge adulte ; on n'a qu'à supposer une destruction semblable comme s'exerçant sur toutes les cloisons pour obtenir la structure des Pseudannélides.

Deux séries sont contenues dans le type des Annélides :

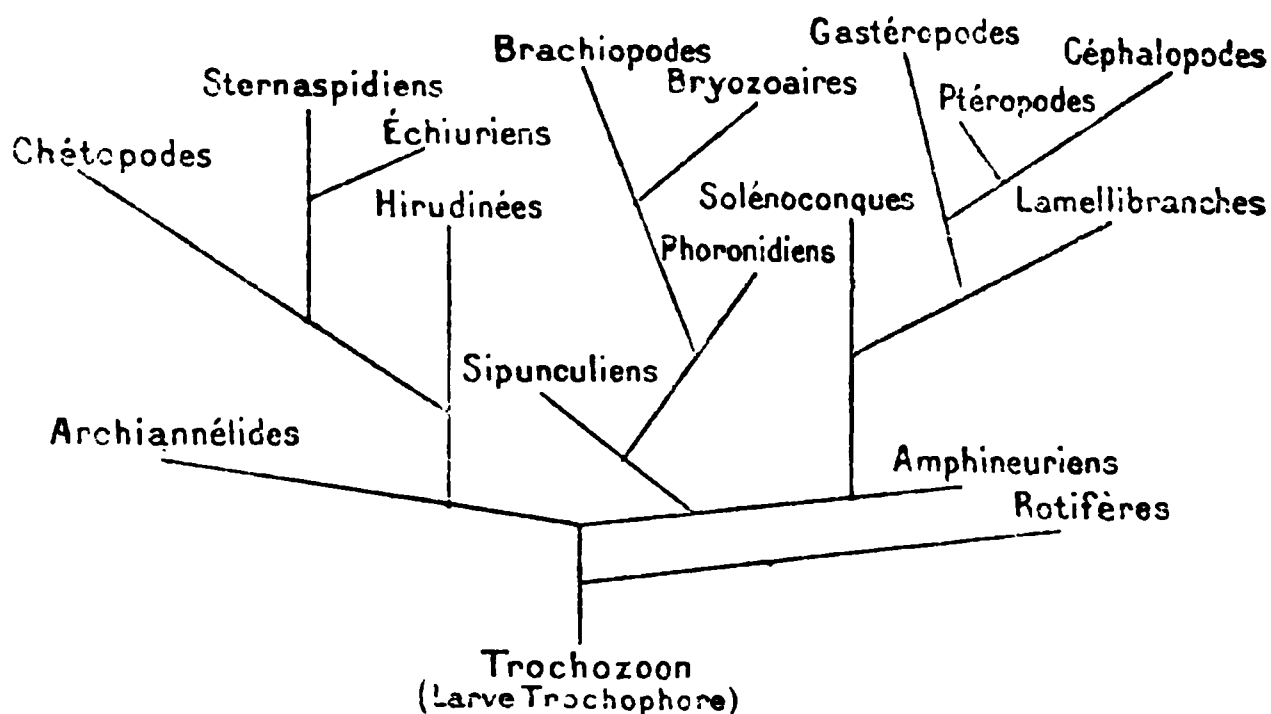
celle des *Archiannélides* ou *Annélides inférieures* et celle des *Euannélides* ou *Annélides complexes*. — La première est caractérisée par sa simplicité organique, qu'accusent tous les appareils de l'économie ; le corps, tout au plus muni d'antennes sur sa tête, ne porte aucun autre appendice, ni ventouses, ni soies ; les cavités segmentaires ne sont en rien obstruées par du tissu conjonctif, et les néphridies servent à l'excrétion et à l'expulsion des produits sexuels. Cette série ne comprend qu'une classe. — Les Euannélides ont une structure plus élevée ; le corps est toujours muni d'appendices, soies ou ventouses ; assez fréquemment, les cavités segmentaires sont comblées par du mésenchyme conjonctivo-musculaire ; parfois, certaines néphridies se dédoublent pour former des conduits, dont les uns sont utilisés pour l'excrétion et dont les autres fonctionnent comme canaux sexuels. Il existe deux classes d'Euannélides : les *Hirudinées*, privées de soies et pourvues de ventouses, et les *Chétopodes*, privées de ventouses et pourvues de soies.

Le type des Pseudannélides se compose seulement de deux classes : les *Sternaspidiens*, dont les téguments portent plusieurs groupes de soies disposées avec régularité, et les *Echiuriens*, ou *Géphyriens armés*, qui montrent un petit nombre de soies éparses, et placées d'ordinaire aux alentours de l'anús et des orifices néphridiens.



TROCHOZOAIRES.	EUTROCHOZOAIRES.	MONOMÉRIQUES ou OLIGOMÉRIQUES.	MOLLUSQUES ou VÉLIFÈRES.	{	<i>Prémollusques</i> .....	{	ROTIFÈRES.		
							AMPHINEURIENS.		
		POLY- MÉRIQUES.	TENTA- CULIFÈRES.	{	<i>Eumollusques</i> .	{	Acé- phalés..	LAMELLIBRANCHES.	
							Cépha- lophores.	GASTÉROPODES.	
								PTÉROPODES.	
					{	<i>Brachifères</i> ..	{	Cælo- brachiés.	BRACHIOPODES.
								Hæmato- brachiés.	BRYOZOAIRES.
								Rhynchophores .....	PHORONIDIENS.
									( <i>Géphyriens tubicoles.</i> )
( <i>Géphyriens inermes.</i> )									
ÉCHIURIENS.									
( <i>Géphyriens armés.</i> )									
STERNASPIDIENS.									
			ANNÉ- LIDES.	{	<i>Archiannélides</i> .....	{	ARCHIANNÉLIDES.		
							<i>Euannélides</i> .....	HIRUDINÉES.	
							CHÉTOPODES.		

*Affinités.* — Les relations entre les nombreuses classes qui constituent l'embranchement des Trochozoaires découlent suffisamment des considérations précédentes, pour qu'il soit superflu d'insister davantage à leur sujet ; elles sont réunies du reste dans le tableau d'affinités suivant :



ARTHROPODES. — *Caractères.* — L'embranchement des Arthropodes est un des plus naturels qui existent. On l'avait placé autrefois à côté de celui des Annélides pour former le type des *Articulés*, et l'on se basait à cet effet sur la division commune du corps en anneaux; de tels rapprochements ne sont plus acceptables. Le groupe des Arthropodes, ou des animaux munis de *pattes divisées en articles*, pour expliquer l'étymologie du mot qui résume un de leurs caractères essentiels, est vraiment autonome et ne possède avec les autres Cœlomates que des connexions lointaines. Ses particularités portent à la fois sur le développement et sur la structure définitive; la manière d'être de cette dernière étant, comme toujours, la conséquence de celle du premier.

Bien que la question soit encore l'objet de discussions fort vives, la genèse des feuilletts blastodermiques s'effectue, d'après mes recherches, pour la plus grande part et notamment pour ce qui touche le mésoderme, suivant le procédé mésenchymateux. Les ovules contiennent d'habitude une quantité considérable de vitellus nutritif; le blastoderme, une fois disposé de façon à entourer ce vitellus, engendre des éléments qui pénètrent dans ce dernier, et s'y organisent pour donner le mésoderme avec l'endoderme; l'ensemble de ces éléments correspond, par conséquent, à un protendoderme, et le blastoderme périphérique, après avoir subvenu à cette formation, persiste comme ectoderme. Les embryons, qu'ils soient libres ou renfermés durant leur développement entier dans leurs enveloppes ovulaires, sont constamment dépourvus de cils vibratiles ectodermiques; leur locomotion s'effectue, s'il y a lieu, par le moyen d'appendices latéraux, disposés symétriquement et par paires de chaque côté du corps, appendices qui correspondent à des saillies des téguments dans lesquelles pénètrent des tissus mésodermiques. Ces organes sont nommés des *pieds* ou des *pattes*; à mesure que l'évolution embryonnaire progresse, ils se divisent en anneaux, les *articles*, mobiles les uns sur les autres, et qui se garnissent souvent d'expansions chitineuses allongées, les

*soies*, comparables à des piquants plus ou moins développés.

L'apparition de tels appendices locomoteurs, qui ne cessent de se perfectionner, et ne s'atrophient que dans le cas d'adaptations parasitaires les rendant inutiles, donne à l'adulte son aspect caractéristique. Le corps est muni d'un nombre variable de pattes articulées, groupées symétriquement par paires, et modifiées de manières diverses suivant leurs fonctions ; plusieurs de ces appendices servent, en effet, à la mastication des aliments, d'autres à la locomotion, d'autres, et dans certains cas, à la respiration ; leurs formes sont disposées en conséquence. En outre, et, le plus souvent, les couches superficielles du corps se divisent en anneaux répondant aux paires de pattes, de manière que chacun de ces anneaux porte une paire, rarement deux, de ces appendices, et que chaque sillon interannulaire soit placé entre deux paires de pattes. Le corps entier prend ainsi une forme segmentée, qui rappelle de près celle des Annélides, tout en étant produite par d'autres moyens ; l'annulation des Arthropodes n'atteint, en effet, que l'extérieur du corps, ne s'étend pas à tous les organes mésodermiques et paraît destinée à rendre l'organisme entier plus souple, plus flexible, plus apte par suite à effectuer des mouvements sur lui-même. Cette notion est encore rendue plus évidente par le fait que les embryons jeunes des Arthropodes, ou que les formes adultes les plus simples — qui ne se trouvent guère que chez les Crustacés inférieurs — ne sont pas segmentées ou le sont à peine. La considération que les Arthropodes, dont le corps est rendu immobile à la suite de son occlusion dans une coquille, comme il en est pour divers Crustacés inférieurs appartenant aux ordres des Phyllopoètes et des Cirriphètes, ne sont point divisés en anneaux, contribue encore pour sa part à rendre cette idée plus plausible. Enfin, en comparant les unes aux autres les formes inférieures et les formes élevées d'une même classe, en suivant, par exemple, dans les Arachnides, la série qui va des Scorpionides aux Aranéides, on voit l'annulation de certaines parties du corps disparaître à

mesure que ces parties perdent leurs appendices, et deviennent plus petites et plus ramassées.

En somme, les principaux caractères des Arthropodes tiennent d'abord à la disposition du blastoderme, qui forme toujours une couche complète, quelle que soit la richesse de l'ovule en matériaux nutritifs, et ne se localise jamais en une zone distincte de cet ovule; ensuite à la nature mésenchymateuse du protendoderme, l'endoderme perdant rapidement cette structure pour passer à l'état épithélial, tandis que le mésoderme la conserve; enfin à la présence, dès les premières phases embryonnaires, de pattes groupées symétriquement par paires, et qui deviennent articulées. Un autre caractère est encore fourni par le tube digestif. Chez les Arthropodes, comme chez la plupart des autres animaux, l'entéron et l'endoderme qui le limite ne donnent pas à eux seuls la cavité intestinale entière, avec sa paroi depuis la bouche jusqu'à l'anus; deux dépressions ectodermiques, le stoméon et le proctéon, se joignent à eux d'ordinaire pour fournir le premier le pharynx, et le second le rectum ou une partie de ce dernier. Il en est bien ainsi pour les Arthropodes, seulement ce phénomène prend chez eux une extension que les autres animaux ne montrent point. L'entéron et l'endoderme se bornent à donner une petite partie du tube digestif, nommée *intestin moyen*, et sont presque entièrement employés à engendrer l'annexe glandulaire de cette région, annexe désignée sous le nom de *foie*. Toutes les autres zones digestives sont dues au stoméon et au proctéon, qui pénètrent et s'allongent dans l'intérieur du corps; le premier produisant ce que l'on appelle l'*intestin antérieur*, et le second l'*intestin postérieur*; tous deux, et notamment le *stoméon*, subissent des modifications diverses souvent fort complexes et possèdent des glandes annexes; ils sont même revêtus, étant limités par l'ectoderme, de pièces chitineuses semblables à celles qui recouvrent la couche ectodermique du reste du corps, et subissant comme elles des mues périodiques.

Toutes ces particularités, qui donnent aux Arthropodes

une physionomie caractéristique, sont naturellement susceptibles de se modifier suivant les groupes ; et surtout celles relatives aux pattes et à la disposition annelée du corps. Les appendices naissent régulièrement par paires, les deux appendices d'une même paire se montrant en même temps sur les deux côtés de l'embryon ; en outre, ils n'apparaissent pas sans règle précise, mais constamment les uns derrière les autres, les premiers formés étant les plus antérieurs. L'annulation du corps se manifeste ensuite comme il est dit plus haut, c'est-à-dire d'une manière corrélative à la genèse et à la disposition des pattes, mais elle se modifie suivant les affectations de ces dernières. Les paires d'appendices ne sont pas toutes séparées par des distances égales ; plusieurs d'entre elles se groupent parfois et s'accumulent en certaines régions pour remplir des fonctions déterminées ; les anneaux qui les portent se fusionnent, dans ce cas, les uns avec les autres pour donner un seul ensemble qui paraît simple, tout en étant produit par la coalescence de plusieurs segments. Abstraction faite des différences qui existent entre les origines de la métamérisation des Annélides et de celle des Arthropodes, le résultat, la division du corps en anneaux, étant identique, les mêmes considérations sont ici applicables. Les anneaux sont homodynames, c'est-à-dire ont même valeur et même capacité essentielle ; chacun d'eux est, dans la règle, pourvu d'une seule paire d'appendices ; et, lorsque certaines parties du corps, simples en apparence, portent cependant plusieurs paires de pattes, on est autorisé à conclure que ces parties sont formées par la coalescence d'anneaux soudés au point de ne pas être distingués les uns des autres, sauf par leurs appendices.

L'embryogénie appuie cette notion par des données plus précises. Les considérations précédentes sont fournies par la comparaison des formes inférieures d'une classe avec les formes supérieures ; l'évolution embryonnaire permet à son tour de montrer, sous ce rapport, deux développements distincts qui aboutissent à des structures contraires, et se suc-

cèdent. Les embryons des Arthropodes commencent par produire leurs paires d'appendices les unes après les autres, en partant de la région antérieure du corps ; ces paires sont également ou presque également distantes, et à peu près semblables ; en même temps, le corps se divise en anneaux similaires. Ce premier mouvement peut être dit de *multiplication*. Puis survient l'évolution inverse, ou de *coalescence* ; plusieurs paires se rapprochent et s'accumulent en une zone restreinte ; les anneaux qui les portent se confondent ; et l'organisme, primitivement constitué par des segments identiques et rangés en une file linéaire, se trouve composé de régions dissemblables sous le rapport de la taille, comme par le nombre et par l'aspect de leurs appendices. Le mouvement de multiplication va régulièrement d'avant en arrière ; celui de coalescence est moins précis, il se manifeste en des points divers suivant la forme définitive du corps, se complique souvent d'atrophies ou de croissances inégales d'appendices, mais, dans son ensemble, procède d'arrière en avant, c'est-à-dire en sens inverse du premier.

Cette notion, de la double impulsion suivie successivement par les Arthropodes dans leur évolution, doit être sans cesse présente à l'esprit pour bien concevoir la disposition générale de l'organisme de ces êtres. Les embryons fort jeunes des Arthropodes supérieurs, comme les adultes des Arthropodes les plus simples, possèdent un petit nombre d'appendices semblables, et leur corps n'est point annelé ; les embryons plus âgés des premiers, et les Arthropodes un peu plus élevés montrent déjà l'annulation, augmentent le nombre de leurs appendices en accroissant la partie postérieure de leur corps, et en même temps rapprochent en certains points, surtout vers la région antérieure, quelques pattes pour les modifier en vue de fonctions déterminées. Enfin, les embryons fort âgés des Arthropodes supérieurs, et leurs adultes, réduisent la partie postérieure de leur économie, dont les appendices s'atrophient souvent, ou restent petits, et rassemblent tous les autres anneaux de leur corps en une ou deux

régions compactes où toute trace de segmentation a disparu. Les premières phases consistent en un accroissement en longueur, en une multiplication avec similitude presque parfaite des parties engendrées ; et les dernières phases tiennent à une évolution inverse, à une coalescence avec réduction du nombre des parties produites en premier lieu, et à une dissemblance comme forme et comme fonction des régions fournies.

C'est ainsi que les Arthropodes les plus simples et les embryons fort jeunes des autres ne montrant aucune région distincte dans leur organisme, le corps des Arthropodes supérieurs se trouve divisé en tête, thorax et abdomen, chacune de ces pièces étant composée de plusieurs anneaux soudés. La tête occupe l'extrémité antérieure du corps, et porte des appendices modifiés en organes sensitifs, les *antennes*, et en organes masticateurs, les *maxilles* (mandibules et mâchoires). L'abdomen est postérieur ; tantôt privé d'appendices, ceux qu'il possède parfois servent d'ordinaire à des emplois restreints, et ne concourent pas toujours à la locomotion. Enfin le thorax, ou région intermédiaire, est muni des appendices locomoteurs ou pattes véritables. Ces trois zones ne se correspondent pas chez les Arthropodes sous le rapport de leur valeur réelle, ou plutôt du nombre et de la situation des anneaux qui les constituent ; leur nom leur vient seulement de leur place dans le corps.

L'idée qui se dégage de ce long exposé se rattache donc tout entière à cette succession remarquable de deux mouvements évolutifs, dont les résultats sont contraires ; le premier en date porte sur la multiplication, le second sur la coalescence. Comme les Arthropodes actuels montrent dans leur série, et avec une assez grande netteté, la direction probable suivie par leur généalogie, il suffit, pour avoir une idée précise de cette double impulsion, de comparer les types inférieurs aux types supérieurs de chaque groupe naturel : c'est-à-dire les Entomostracés et notamment les Phyllopo-

aux Malacostracés, les Trilobites et les Mérostomatés aux Arachnides, enfin les Myriapodes aux Insectes.

A côté de ces caractères, qu'il est permis de qualifier de positifs, qui existent réellement, et donnent à l'embranchement des Arthropodes une autonomie réelle, il en est de négatifs, tenant à l'absence d'organes particuliers aux autres animaux, et rendant encore plus grandes les différences établies entre ces premiers et les derniers. Ainsi les Arthropodes ne possèdent jamais, ni chez leurs embryons, ni à l'état adulte, des appareils rénaux comparables à ceux des Vers et surtout aux néphridies des Annélides ; plusieurs auteurs ont bien voulu voir dans certaines glandes, dépendances des téguments ou annexes de divers appendices (glande du test des Crustacés inférieurs, glande coxale des Limules et des Arachnides), les homologues de ces appareils excréteurs ; mais une telle opinion ne peut être soutenue. Les ébauches des néphridies des Annélides, comme celles de tous les Trochozoaires, sont formées de deux tubes, les *protonéphridies*, qui vont du blastocœle à l'extérieur ; ces tubes se mettent par la suite en relation avec le mésoderme et le cœlome, se segmentent en même temps qu'eux, et produisent les néphridies définitives, les organes segmentaires, qui font directement communiquer la cavité cœlomique avec le dehors. Rien de semblable n'est offert par les Arthropodes, et les appareils que l'on a voulu assimiler aux systèmes excréteurs des Trochozoaires offrent toujours le caractère de tubes issus de dépressions ectodermiques, n'ayant avec le mésoderme aucun rapport d'origine, et se bornant à s'ouvrir au dehors sans jamais déboucher dans les espaces cœlomiques. L'opinion tendant à considérer comme homologues ces deux sortes d'organes est donc insoutenable.

La seule assimilation qu'il soit possible de trouver entre les Annélides et les Arthropodes porte sur la disposition annelée du corps, et encore n'existe-t-il, à cet égard, qu'une simple concordance, et non une homologie réelle. La métamérisation des Annélides est tout entière le fait du méso-



derme seul ; à peine ébauché, ce feuillet se partage en segments, et cette structure ne fait que s'accroître par la suite ; mais elle est indépendante de la présence des appendices. Ces derniers existent chez les Annélides chétopodes, encore pas chez toutes, et manquent aux Archiannélides par exemple, dont le mésoderme est cependant divisé en métamères. Les faits présentés par les Arthropodes sont différents. Le mésoderme ne se scinde jamais en anneaux ; les auteurs qui ont décrit parfois un tel phénomène ont pris, pour une genèse de segments, l'apparition de vides dans les tissus mésodermiques groupés à la base des appendices ; ces vides sont les premières ébauches des espaces sanguins de ces membres, et ne répondent pas à des métamères réels, car tout le reste du feuillet moyen s'organise sans offrir de telles particularités. L'annulation du corps n'atteint jamais que les couches superficielles de l'organisme, c'est-à-dire les téguments ; elle n'est point précoce, et ne se manifeste qu'après l'apparition des premières paires d'appendices ; elle est due à la présence même de ces appendices, contrairement à ce qu'il en est pour les Annélides, et correspond à une formation d'étranglements entre les diverses paires. La structure annelée des Arthropodes et celle des Annélides ont donc une origine et une valeur différentes, bien qu'en apparence elles paraissent concorder.

Plusieurs naturalistes continuent cependant à juger que ces deux groupes d'animaux ont entre eux des affinités étroites ; ils se basent pour cela sur l'organisation d'un être fort curieux, isolé dans la nature actuelle, où il représente sans doute les derniers vestiges d'un type autrefois fort abondant et aujourd'hui presque disparu, le *Péripate*. Le corps de cet être est divisé en anneaux ; chacun de ces anneaux possède une paire d'organes excréteurs semblables aux néphridies des Annélides, et une paire de pattes. De plus, ses organes respiratoires sont constitués par des trachées, tout comme ceux de la plupart des Arthropodes terrestres. En somme, il semble tout d'abord que cet animal,

montrant à la fois des caractères d'Annélides et d'Arthropodes, soit intermédiaire à eux, et paraisse effectuer une transition des premières aux seconds. Mais en examinant avec soin toutes les particularités d'organisation et de développement de ce Péri pate, on s'aperçoit, en les prenant toutes et ne se bornant pas à retenir quelques-unes d'entre elles pour dé-laisser les autres, que cet être est tout aussi distinct des Arthropodes que des Annélides, et n'a avec eux aucune affi-nité réelle. Son mésoderme et son cœlome sont produits par le mode entérocoélien ; ses pattes ne sont pas divisées en articles vrais ; ses trachées, réparties sur le corps avec irrégularité, offrent une disposition touffue que les Arthropodes n'ont jamais ; l'ensemble de l'économie est, enfin, édifié suivant un plan particulier, que l'on ne trouve nulle part ailleurs. Les seules ressemblances réelles avec d'autres ani-maux sont données par les organes segmentaires ; et l'on ne peut, avec logique, se baser sur elles pour établir des con-nexions naturelles entre les Péri pates et les Annélides, car certains êtres, les Vertébrés, montrent, de leur côté, une évolution de leur appareil excréteur presque semblable à celle subie par ces dernières sous ce rapport. Sans aller plus loin dans une pareille discussion, il convient, tout en réservant la question relative à la place exacte que les Péri pates doivent occuper dans une classification méthodique, de ne plus ranger ces animaux entre les Annélides et les Arthro-podes trachéates, de ne plus les considérer comme effectuant une liaison des unes aux autres, car ils n'ont avec eux rien de commun.

Il est inutile, d'autre part, d'insister sur les différences qui existent entre les Arthropodes et les êtres compris dans les autres embranchements d'Entérocoéliens, c'est-à-dire les Chœtognates, les Échinodermes et la série des Noto-neures. Ces différences portent sur l'origine dissemblable des feuillets, et sur la nature des appendices dont le corps est muni. En résumé, les Arthropodes constituent, parmi

les Coelomates, un groupe tout à fait indépendant et des plus nettement caractérisés.

*Classification.* — On groupe d'ordinaire les Arthropodes en deux séries, les *Branchiates* et les *Trachéates*, suivant la nature de leurs organes respiratoires ; les premiers possèdent des branchies ; les seconds sont munis de cavités, formées aux dépens des téguments, et nommées *poumons* ou *trachées*, suivant leur aspect. Cette classification n'est pas naturelle ; elle a pour résultat de séparer des êtres fort voisins, tels que les Limules placées parmi les Branchiates et les Arachnides comprises dans les Trachéates ; elle est, en outre, basée sur des caractères peu précis ; car les appareils de la respiration sont susceptibles, chez les Arthropodes, de modifications fort grandes en plus ou en moins, et même d'atrophies complètes. En tenant compte des affinités offertes sous le double rapport de la structure et du développement, en comparant également entre elles les diverses formes qui représentent l'embranchement, on est conduit à grouper tous les Arthropodes en trois séries, dont l'une se compose des Crustacés seuls, l'autre des Myriapodes et des Insectes, la dernière, enfin, des Limules et des Arachnides.

La structure intime est, à peu de chose près, la même chez tous les Arthropodes ; la constance du plan organique est fort remarquable, car les principales différences portent sur le nombre et la manière d'être des appendices. Aussi est-il permis de s'appuyer sur les considérations tirées de l'étude de ces derniers pour nommer les trois séries qui viennent d'être signalées. La première est celle des ALLANTENNÉS ou ACÈRES ; les paires antérieures d'appendices se placent toutes autour de la bouche, et ne se modifient jamais en antennes. La seconde est celle des BIANTENNÉS ou DICÈRES ; la première paire d'appendices est convertie en antennes, les paires suivantes étant seules disposées autour de l'orifice buccal. Enfin, la troisième série est celle des QUADRANTENNÉS ou TÉTRACÈRES, caractérisée par le changement

des deux premières paires d'appendices en antennes, la modification en pièces péribuccales ne commençant à s'effectuer qu'à dater de la troisième paire.

Le sous-embranchement des Allantennés ou Acères, dont les représentants ne portent point d'antennes sur leur tête, comprend quatre classes : les TRILOBITES, les MÉROSTOMATÉS, les PYCNOGONIDES et les ARACHNIDES. Les Trilobites, tous fossiles, sont caractérisés par leur corps divisé en un nombre *variable* d'anneaux et muni, en conséquence, d'un chiffre également variable d'appendices, alors que ces quantités sont *fixes* et précises dans les trois autres classes ; en outre, la région dorsale des individus est divisée en trois lobes par des sillons longitudinaux : d'où leur nom. Les Mérostomatés possèdent seulement *douze* paires d'appendices, les six premières étant placées autour de la bouche et servant à la fois à la mastication et à la locomotion, alors que les six dernières sont minces et plates à la manière de lamelles. Ce groupe, qui se compose de deux sous-classes, les *Gigantotracés* et les *Xiphosures*, n'est représenté, dans la nature actuelle, que par le genre *Limule*. Les Pycnogonides sont pourvus de *sept* paires d'appendices ; les deux premières sont converties en pièces masticatrices ; les cinq autres servent à la locomotion ou à porter les produits sexuels. Enfin, les Arachnides ne montrent que *six* paires d'appendices, les deux premières étant modifiées en maxilles, tout comme leurs correspondantes des Pycnogonides, et les quatre dernières en pattes véritables, dont le rôle est la locomotion. Peut-être les *Linguatules*, que l'on place d'ordinaire parmi les Arachnides, devraient-elles être considérées comme formant un groupe particulier ?

Le sous-embranchement des Biantennés ou des Dicères se compose seulement de deux classes : les *Myriapodes* et les *Insectes*. La première est caractérisée par le nombre *variable* et souvent considérable des anneaux du corps, et, par suite, des paires d'appendices. La seconde offre comme particularité principale la fixité de ce chiffre, qui est de *sept*

paires : une paire d'antennes, trois paires de maxilles et trois paires de pattes ; l'abdomen, souvent fort gros, est à peu près privé d'appendices, et ceux qui se montrent parfois, chez les formes inférieures du groupe, sont d'ordinaire réduits.

Il est à remarquer que les sept paires d'appendices des Insectes existent avec la même disposition chez les Myriapodes, les quatre premières dépendant de la tête et les trois autres du thorax. La seule différence établie entre ces deux classes porte sur le fait que les anneaux de l'abdomen des Myriapodes sont munis de pattes, alors que ceux des Insectes adultes en sont privés ; les Insectes inférieurs forment du reste, sous ce rapport, une transition entre ces deux classes.

Les (Quadriantennés ou Tétracères comprennent la seule série des Crustacés, qu'il est possible de diviser en deux classes : les *Entomostracés* et les *Malacostracés*. On a l'habitude de ne faire qu'une classe avec tous les Crustacés ; il faut bien convenir cependant que les divers représentants de ce groupe constituent autant de formes distinctes, sinon davantage, que ceux des autres sous-embranchements dont on admet la scission en deux ou plusieurs classes ; et, de plus, les différences qui séparent les Entomostracés des Malacostracés sont du même ordre que celles établies entre les classes des Dicères et des Acères. Les premiers sont caractérisés par le nombre *variable* de leurs anneaux et de leurs paires d'appendices, les seconds par le chiffre *fixe* des parties correspondantes. En mettant à part les yeux, dont la valeur comme appendices est sujette à caution, les paires dépendant des segments qui composent la tête et le thorax sont, chez les Malacostracés, au nombre de *treize* ; et, si l'abdomen existe, cette région de l'organisme porte d'ordinaire *six* paires de pattes plus ou moins développées ; le total est donc de *dix-neuf*. Les treize paires de la tête et du thorax comprennent : deux paires d'antennes, un nombre de maxilles variable suivant les groupes, mais oscillant toujours entre trois et six inclus, et une quantité de pattes loco-

trices égale à la différence entre le chiffre treize et la somme des antennes et des maxilles.

Les Entomostracés renferment plusieurs groupes, dont la valeur serait presque égale, si l'on tenait compte de la seule importance des caractères anatomiques, à celle de la plupart des classes des autres sous-embranchements; car ces dernières sont bien représentées dans la nature actuelle par des types nombreux, mais ces types ne se distinguent entre eux que par des dispositions secondaires. Ces groupes sont au nombre de trois; le premier renferme tous les *Phyllopodes*, le second contient les *Ostracodes* et les *Cirrhipèdes* avec les *Rhizocéphales*, et le troisième, les *Copépodes*. De même la classe des Malacostracés se subdivise en deux sous-classes, les *Édriophthalmes* et les *Podophthalmes*. Les particularités des premiers ne tiennent pas tout à fait, comme le nom semble l'indiquer, à la présence d'yeux sessiles, ni celle des seconds à la possession d'yeux montés sur des pédoncules, car il existe à cet égard des exceptions dans les deux cas; mais elles portent sur la répartition des appendices de la tête et du thorax. La tête des Édriophthalmes est toujours munie de six paires d'appendices, deux paires d'antennes et quatre paires de maxilles, et le thorax de sept paires d'appendices; ce même thorax étant composé de sept anneaux distincts. Par contre, la tête des Podophthalmes comprend essentiellement cinq paires d'appendices, deux paires d'antennes et trois paires de maxilles, et le thorax, huit; de plus, à mesure que l'on remonte la série de ces animaux, on voit les premiers anneaux du thorax se souder avec la tête, et leurs appendices se grouper autour de la bouche, s'adapter à un rôle masticateur, et se transformer en *maxillipèdes* ou *pattes mâchoires*. Le nombre de ces mâchoires supplémentaires varie suivant les groupes, mais ne dépasse pas trois paires; et le chiffre des anneaux thoraciques, avec celui des vraies pattes locomotrices, se réduisent d'autant. En outre, chez les types supérieurs, l'impulsion de coalescence, qui unit les premiers segments du thorax à la tête, se fait sentir sur

les autres segments, et compose avec le tout un *céphalothorax*; les vraies pattes seules ne sont pas comprises dans ce mouvement, ne s'accumulent pas autour de la bouche, et continuent à servir à la locomotion.

Si, dans chacun des trois sous-embranchements des Arthropodes, on veut bien comparer les classes inférieures aux classes supérieures, on verra se manifester les résultats des deux évolutions suivies par ces animaux. La *multiplication* du nombre des appendices existe seule chez les premières, et a pour effet d'augmenter ce chiffre dans des proportions *variables* suivant les groupes; la *coalescence* n'intervient guère, sauf dans la région antérieure du corps, où elle a pour effet de rassembler plusieurs appendices autour de la bouche, en les changeant en maxilles. Par contre, la multiplication cesse dans les classes supérieures; et fait place à la *coalescence*; le nombre des appendices devient *fixe* et relativement restreint; les variations de groupe à groupe ne portent plus sur ce nombre, mais sur des degrés plus ou moins prononcés de la coalescence, ou sur des particularités secondaires. Les deux impulsions sont donc bien nettes et bien tranchées; et il suffit de comparer les Trilobites aux autres Acères, les Myriapodes aux Insectes, les Entomostracés aux Malacostracés, pour avoir d'elles une notion précise.

Le tableau suivant donne la classification des Arthropodes :

ARTHROPODES.....	{	<i>Allantennés</i> ou <i>Acères</i> .....	{ Trilobites. Mérostomatés. Pycnogonides. Arachnides.
		<i>Biantennés</i> ou <i>Dicères</i> .....	{ Myriapodes. Insectes.
		<i>Quadriantennés</i> ou <i>Tétracères</i> . ( <i>Crustacés</i> .)	{ Entomostracés. Malacostracés.

*Affinités.* — Il est possible d'apprécier dans leur ensemble, et avec une netteté assez grande, les relations qui unissent entre elles les classes de chacun des trois sous-embranche-

ments. L'évolution embryonnaire de tous les Arthropodes montre avec constance que les premières phases se rapportent à la multiplication, c'est-à-dire à la production d'appendices nombreux et presque semblables les uns aux autres ; la coalescence, et parfois l'atrophie de plusieurs paires de ces derniers, n'interviennent qu'ensuite. On est donc obligé de conclure que, dans chaque sous-embranchement, les formes primitives sont celles dont le nombre d'appendices est relativement considérable, sujet à variations, et dont la coalescence est le moins prononcée.

En conséquence, les Trilobites sont sans doute les plus simples des Acères. Les Mérostomatés sont supérieurs à eux ; du reste, l'unique représentant actuel de la classe, la *Limule*, passe dans son développement embryonnaire par une phase nommée, à cause de sa disposition, *état de Trilobite*. Les Scorpionides, parmi les Arachnides, se rapprochent étroitement de certains Mérostomatés fossiles appartenant à l'ordre des Gigantostacés ; les autres Arachnides se rattachent aux Scorpionides primitifs par la réduction toujours croissante de l'abdomen, réduction dont quelques phases sont encore montrées aujourd'hui par les *Télyphones* et les *Phrynés*.

Les relations des Linguatules, ou *Pentastomes*, ne sont pas connues ; ces animaux sont certainement des Arthropodes puisque leurs larves possèdent des pattes, et des Acères puisqu'ils sont privés d'antennes, mais il est impossible de décider sur leurs connexions exactes. Une semblable réserve doit être observée pour les Pycnogonides, qui paraissent n'avoir aucune affinité avec les autres classes du sous-embranchement, et constituent, selon toutes probabilités, un groupe indépendant.

Les Myriapodes sont, sans doute, les Dicères les plus simples. Ils se relient étroitement aux Insectes inférieurs appartenant à l'ordre des Orthoptères ; et, dans la nature actuelle, plusieurs genres, tels que les *Japyx*, les *Campodea*, qui sont déjà des Insectes, se rapprochent beaucoup de certains My-



riapodes, des *Scolopendrella* et des *Pauropus*. Les larves des Insectes supérieurs doivent être considérées comme des larves secondaires, dont sont privés les représentants les moins élevés de la classe; ces larves parviennent, par un phénomène de convergence, à réaliser dans son ensemble la structure des Myriapodes.

Les mêmes considérations sont applicables, pour les Crustacés, aux affinités des Entomostracés et des Malacostracés. Les premiers sont inférieurs aux autres, et subdivisés en groupes divers, qui diffèrent surtout par le nombre de leurs appendices; parmi eux, le groupe composé des formes les moins élevées est certainement celui des Phyllopoques, auquel se rattachent tous les autres Crustacés au moyen de coalescences d'intensité variable, s'exerçant sur des chiffres différents d'appendices. Les Copépodes, les Ostracodes, les Cirrhipèdes avec les Rhizocéphales, se relient, indépendamment les uns des autres, à l'ensemble des Phyllopoques; et de même les Malacostracés. Les plus simples de ces derniers sont les Nébalien, qui se rapprochent beaucoup de certains Phyllopoques tels que les *Artemia*. Les Nébalien conduisent, suivant le degré de la coalescence, aux Édriophthalmes d'une part, et à la série des Podophthalmes de l'autre. De leur côté, ceux-ci montrent une accentuation toujours plus grande de la coalescence, que l'on s'adresse au petit groupe particulier des Stomapodes, ou que l'on remonte des Cumacés aux Schizopodes, de là aux Décapodes macroures, et enfin aux Décapodes brachyures.

Il est peut-être possible de retrouver et d'esquisser, dans ses traits les plus essentiels, la généalogie des classes de chaque sous-embranchement. Cependant, s'il n'est pas permis de préciser, il faut convenir que l'étude des formes embryonnaires donne à cet égard quelques inductions. Ces notions sont encore rendues plus sûres par la comparaison mutuelle des Arthropodes adultes.

L'examen des formes embryonnaires le montre tout d'abord : les paires d'appendices naissent régulièrement les

unes après les autres en partant de la région antérieure du corps.

Cette dernière reste sans beaucoup s'accroître; tandis que l'extrémité postérieure s'amplifie dans des proportions considérables, et produit des appendices supplémentaires. Il y a donc inégalité entre la région antérieure et la région postérieure du corps; la première est un *prosoma*, muni d'un chiffre restreint de pattes, alors que la seconde, le *métasoma*, s'accroît en donnant le corps définitif presque entier, le *prosoma* bornant son rôle à fournir la tête ou une partie de la tête. De même que pour les Annélides, ce mode de développement a été assimilé à un bourgeonnement du métasoma par le *prosoma*, du corps par la tête; l'interprétation de ce phénomène doit être prise en réalité, tout comme pour les Annélides du reste, dans le sens de l'inégalité d'accroissement.

Le nombre des appendices augmente donc avec l'âge de l'embryon, avec l'apparition et l'amplification du métasoma. Comme, en ramenant tous ces faits à leur état le plus simple, et faisant abstraction des productions précoces de métasoma ou d'appendices par condensation embryonnaire, les premières phases évolutives se ramènent à l'existence du *prosoma* seul muni d'un petit nombre de pattes semblables, il est possible de concevoir les ancêtres des Arthropodes en se les représentant réduits au *prosoma*, à l'extrémité antérieure du corps des Arthropodes actuels, et pourvus de quelques paires d'appendices semblables ou presque semblables, non modifiées en antennes, maxilles ou pattes. Cette forme ancestrale, caractérisée ainsi par la possession d'une petite quantité de membres, groupés symétriquement par paires, mérite le nom de *Podozoon*; la manière d'être de cet ancêtre hypothétique est encore réalisée aujourd'hui par les premières phases embryonnaires des Arthropodes actuels. Ce type primitif a engendré ces derniers par l'allongement de son extrémité postérieure, sur laquelle de nouveaux appendices ont pris naissance, par la multiplication de ces organes

locomoteurs; après quoi, l'impulsion de coalescence est venue exercer son action.

Non seulement le Podozoon a donné l'organisme des Arthropodes par l'augmentation du nombre des appendices, mais encore par des transformations diverses de ces derniers, effectuées en vue de fonctions déterminées. Tous les appendices primitifs servaient sans doute à la locomotion; et, à mesure que leur nombre augmentait, certains d'entre eux s'adaptaient à d'autres rôles, se modifiaient en conséquence, et se convertissaient en antennes, ou en maxilles, ou en pattes, ou même en appareils respiratoires. De ces changements datent les différences entre les trois sous-embranchements. Aucun des appendices du Podozoon n'a formé d'antennes chez les Acères; les premiers d'entre eux se sont placés autour de la bouche et sont devenus des maxilles. Il n'en a pas été ainsi pour les Dicères; la seconde paire et plusieurs des paires suivantes se sont bien converties en maxilles, mais la première a produit des antennes. Ce phénomène est encore plus prononcé chez les Tétracères, puisque les deux premières paires sont devenues des antennes, la transformation en maxilles ne commençant qu'à la troisième. Il suit de là que les appendices de même aspect ne sont pas homologues chez les Arthropodes, que les antennes ne se correspondent point, pas plus que les maxilles, ni que les autres pattes; elles sont analogues, par similitude de fonctions. Et, pour citer un exemple, la première paire des maxilles, des *mandibules* pour lui donner son nom, n'est pas semblable à elle-même dans tous les cas; elle dérive, en effet, chez les Acères, de la première paire d'appendices de l'embryon, de la seconde chez les Dicères, et de la troisième chez les Tétracères.

Il est donc probable que les trois sous-embranchements des Arthropodes se sont dégagés également du Podozoon primordial, et ont suivi leur évolution d'une manière parallèle sans plus jamais se confondre. Cette évolution s'est effectuée par les mêmes moyens, par la multiplication suivie de la

coalescence ; elle a, par conséquent, donné des résultats similaires et comparables, mais ces comparaisons ne portent que sur des faits d'analogie pour ce qui tient aux appendices, et non sur des homologues réelles. Et l'on ne peut pas se baser, pour s'opposer à cette notion, sur des considérations tirées de l'étude des centres nerveux ; car ces appareils, chez les Arthropodes comme chez les autres animaux, se modèlent sur l'organisme et se modifient comme lui.

Une dernière question doit être envisagée, celle du nombre des appendices que possédait le Podozoon ; on ne peut y répondre qu'en partie. Il faut tout d'abord se représenter que, sous ce nom de *Podozoon*, sont compris des êtres autrefois fort nombreux et sans doute différents les uns des autres, plusieurs de ces différences portant sur le chiffre des appendices. Leur caractère commun était que ces appendices se trouvaient en petite quantité, et tous semblables, nullement modifiés en vue de fonctions particulières. Il se peut fort bien qu'il ait existé plusieurs types de Podozoon, distincts par le nombre de leurs pattes, et dont chacun aurait donné un des trois sous-embranchements. Ce sont là des notions qui ne reposent sur aucun fait, mais que nos connaissances sur l'évolution du monde organique rendent fort probables. Aussi, du moment où il est permis d'admettre que les Podozoon étaient capables de différer entre eux sous ce rapport, il s'agit seulement de déterminer le chiffre le plus élevé de ces appendices, celui après lequel, dans le cours de la généalogie et suivant l'impulsion de multiplication, les pattes se sont transformées pour s'adapter à des fonctions précises, et les trois sous-embranchements se sont séparés les uns des autres.

Les Acères et les Dicères ne donnent à cet égard aucune indication ; les types les plus simples d'entre eux possèdent déjà un nombre considérable d'appendices, dont plusieurs sont modifiés soit en antennes, soit en maxilles. Les Crustacés fournissent des renseignements plus précis. Les moins élevés de ces animaux, les *Moïna*, les *Leptodora*, appartiennent-

nent, dans l'ordre des Phyllopoïdes, au sous-ordre des Cladocères; certains d'entre eux possèdent seulement six paires d'appendices, déjà assez dissemblables, mais dont les différences ne sont pas très prononcées. La première paire est franchement convertie en antennes, souvent réduites; la seconde paire, fort grosse d'habitude, conserve les fonctions primitives et sert à la locomotion; les autres, lamelleuses, sont identiques, et c'est tout au plus si les plus proches de la bouche présentent quelques particularités dénotant une adaptation à un rôle masticateur. En résumé, il semble que l'on assiste, dans l'étude de ces animaux, à la première indication des changements que subissent les appendices pour se modifier suivant la direction propre aux Crustacés. Il faut en conclure, toujours dans la limite des renseignements donnés par la nature actuelle, que les Crustacés primitifs sont issus d'ancêtres qui possédaient moins de six paires d'appendices. Il convient donc d'admettre, à titre de corollaire, et en étendant cette notion aux autres sous-embranchements, que les ancêtres hypothétiques des Arthropodes, les Podozoon primordiaux, étaient munis au plus de cinq paires d'appendices, puisqu'on voit la disposition particulière aux Crustacés se manifester chez des êtres pourvus de six paires de ces organes.

Il faut donc entendre, sous le nom commun de *Podozoon* ou de *Podozoaires*, et considérer comme ancêtres des Arthropodes, des animaux à corps non segmenté encore, et possesseurs d'appendices latéraux servant à la locomotion, disposés par paires dont le nombre variait de un à cinq. Les trois sous-embranchements se sont dégagés de ces types, en modifiant de manières diverses leurs appendices primitifs, mais parcourant des évolutions parallèles, augmentant le nombre de ces appareils, les adaptant à des fonctions déterminées, et les groupant par régions. D'autres considérations, fournies par les Acères, viennent appuyer cette opinion : les Trilobites, qui semblent avoir été privés de maxilles réelles, ne possédaient, lorsqu'ils étaient jeunes, qu'un nombre fort

restreint d'anneaux abdominaux; de même les larves des Pycnogonides sont seulement pourvues de trois paires d'appendices semblables, auxquelles s'ajoutent l'une après l'autre les quatre paires complémentaires, pendant que les premières se transforment en vue de leur rôle particulier.

Les propositions qui précèdent ont été établies d'après l'étude générale des phases embryonnaires et la comparaison des organismes adultes, sans insister plus spécialement sur quelques-unes de ces phases. Elles aboutissent à la notion du Podozoon, groupe hypothétique des ancêtres d'Arthropodes, caractérisé par la possession d'une à cinq paires d'appendices semblables; elles sont incapables de donner le chiffre précis de ces appareils pour les formes primitives de chacun des trois groupes de l'embranchement, et se bornent à fournir la limite supérieure de ce chiffre. Il était certain du reste, étant donnée l'impulsion de multiplication, que les ancêtres d'animaux pourvus d'une grande quantité d'appendices n'en devaient posséder qu'un nombre restreint; et s'il n'est pas possible actuellement de fixer ce dernier, il est permis de l'enserrer entre des limites étroites.

Tel n'est pas cependant l'avis de beaucoup de naturalistes pour ce qui touche aux Crustacés. Certains des représentants de ce groupe, appartenant aux principaux ordres des deux classes qu'il contient, sortent de leurs enveloppes ovulaires à l'état de larves encore fort imparfaites, et munies seulement de deux ou, plus souvent, de trois paires de pattes; ces larves sont désignées par le nom commun de *Nauplius*. En outre, les embryons libres de la plupart des Podophthalmes présentent, d'une manière constante, une phase caractérisée par la présence de sept ou huit paires d'appendices, quatre ou cinq de ces dernières prenant naissance en arrière de celles qui existent chez les *Nauplius*; cette phase est nommée *Zoe*. Aussi, à cause de la constance de ces formes larvaires et de la fixité du chiffre des appendices, la plupart des naturalistes, suivant en cela Fritz Müller qui a le premier émis cette opinion, en viennent à considérer les

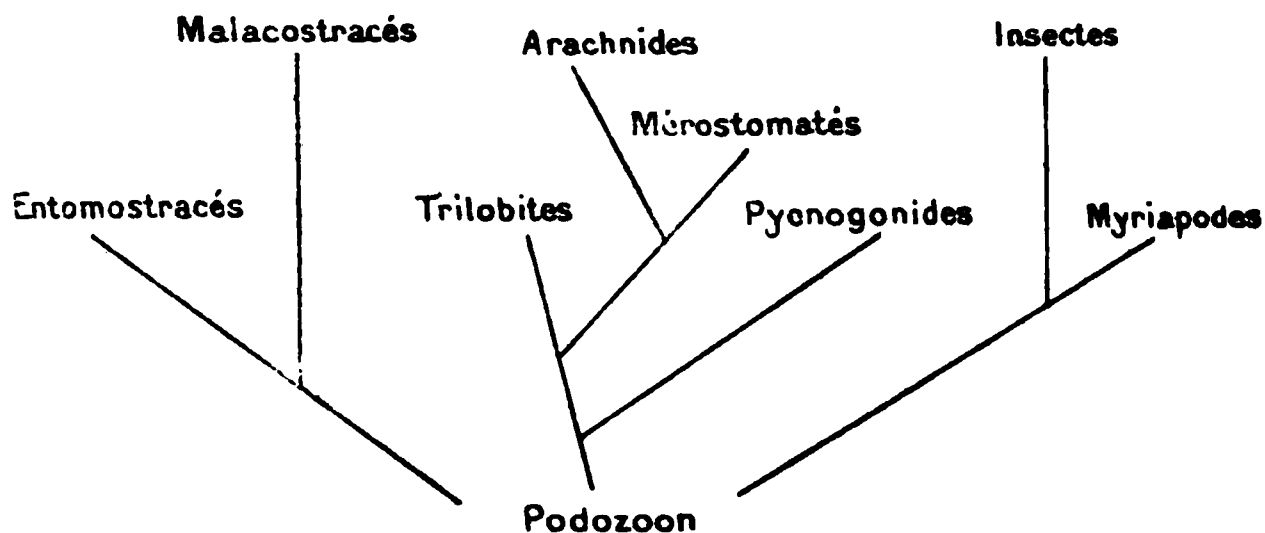
*Nauplius* comme représentant le type ancestral de tous les Crustacés, et les *Zoe* celui des Malacostracés podophthalmes. Dans cette hypothèse, le groupe destiné à engendrer la série des Crustacés aurait été pourvu de *trois* paires d'appendices semblables, dont les deux premiers ont donné les antennes de leurs descendants, et dont la troisième a fourni les mandibules.

Cette notion, plus précise que les précédentes, puisqu'elle se rapporte à un nombre déterminé d'appendices, ne doit pourtant pas, semble-t-il, être acceptée tout entière ; Claus a déjà fait à cet égard, et plus spécialement au sujet des *Zoe*, des restrictions qui paraissent fort légitimes. Les larves des Crustacés présentent en effet, à côté de particularités héréditaires, des caractères d'adaptations secondaires, et il est difficile de décider si tel fait appartient aux premières ou aux seconds. Si la plupart des *Nauplius* possèdent trois paires de pattes, certains, ceux des Phyllopoètes du genre *Apus* par exemple, n'en ont que deux paires bien développées ; c'est là une indication montrant que le chiffre trois n'est pas aussi fixe qu'on l'admet d'habitude. Les formes les moins élevées des Entomostracés, c'est-à-dire les Cladocères, et celles des Malacostracés, soit les Nébalien, les Cumacées et les Édriophthalmes, se développent sans offrir de phases naupliennes réelles ; le phénomène est comparable à celui présenté par les Insectes, dont les groupes inférieurs ne montrent point d'états larvaires. Sans aller plus loin dans une telle discussion, il semble que les larves des Crustacés, tout comme celles des Insectes, sont des larves secondaires, c'est-à-dire répondent à des états embryonnaires libres introduits après coup dans le développement ; en conséquence, elles reproduisent bien dans leur ensemble l'adaptation ancestrale, mais la modifiant en vue de leurs adaptations particulières. Il convient par suite de se tenir sur la réserve à leur égard.

Cette longue discussion conduit à quelques résultats simples, et qu'il est impossible de préciser davantage. Les

Arthropodes actuels se groupent naturellement en trois séries indépendantes, qui tirent sans doute leur origine d'ancêtres communs ; ces derniers, qu'il est permis de rassembler sous le nom de *Podozoon*, étaient caractérisés par la possession d'un petit nombre d'appendices presque identiques, servant à la locomotion, et symétriquement disposés par paires ; le nombre de ces paires n'excédait pas cinq. Ces ancêtres comprenaient des types divers, dissemblables sous le rapport du chiffre de leurs organes locomoteurs, et formaient ainsi un groupe hypothétique, celui des *Podozoaires*. De ce groupe sont issues les trois séries des Arthropodes actuels, par l'augmentation du corps en taille et des pattes en nombre ; les divergences entre elles portent sur les modifications subies par les appendices. Chez l'une, la première paire de ces appareils se porte autour de la bouche pour se convertir en mandibules (Acères) ; elle se place sur le sommet de la tête, chez l'autre, et donne deux antennes (Dicères) ; enfin, chez la troisième (Tétracères), elle subit une modification semblable à celle de son homologue des Dicères, et se trouve suivie en cela par la paire suivante, d'où la présence de quatre antennes.

Ces résultats, comme ceux tenant aux relations des classes, sont exprimés d'une manière schématique par le tableau suivant, dans lequel les groupes sont disposés suivant leurs affinités naturelles, et où se trouve mentionnée en surplus la notion hypothétique de l'ancienne existence du *Podozoon*.





**CHOETOGNATHES.** — Les caractères de cet embranchement ne sont point exprimés par le nom qui le désigne, car ce dernier signifie *animaux dont les mâchoires sont formées de soies*, et cette particularité est loin d'être la plus importante. Les Choetognathes sont, tout d'abord, des Entérocoelomiens directs ; leur coelome, d'origine entérocoelienne, provient directement de l'entéron larvaire par un double plissement de la paroi de ce dernier ; les deux replis ainsi produits ont pour effet de diviser le fond de la cavité entérique en trois espaces, dont le médian devient l'intestin, et dont les deux latéraux constituent le coelome. Un second fait propre à ces êtres est la fermeture hâtive de l'entéropore ; il en est bien ainsi d'ordinaire chez la plupart des Entérocoelomiens, seulement l'anus définitif se perce à nouveau sur l'emplacement occupé par l'entéropore, et peut être considéré comme en étant la persistance ; par contre, la bouche et l'anus des Choetognathes se creusent en des régions assez distantes de l'endroit où l'entéropore s'est fermé.

Le caractère tiré du mode de formation des espaces coelomiques est suffisant pour séparer ces animaux des autres Entérocoelomiens ; d'autres dispositions, qui apparaissent plus tardivement, et ont par suite une valeur moindre, sont cependant capables de rendre la démarcation plus tranchée. Les Choetognathes sont privés d'appareils excréteurs ; leurs centres nerveux principaux sont constitués par deux ganglions, dont l'un est situé dans la tête et au-dessus du tube digestif, et dont l'autre est placé vers le milieu du corps, au-dessous du même appareil. Cette structure est des plus remarquables, car elle est particulière à ces êtres ; les autres Entérocoelomiens bilatéraux possèdent toujours une moelle nerveuse, tantôt dorsale et tantôt ventrale, c'est-à-dire un cordon allongé d'une extrémité à l'autre du corps, et jamais leurs centres neuriques ne sont représentés par un tel appareil ganglionnaire. Enfin les glandes sexuelles sont produites par des *initiales*, qui commencent à se montrer dès les premières phases embryonnaires.

Toute la structure du corps offre du reste des caractères spéciaux et empreints d'une grande simplicité. Ainsi que les frères Hertwig l'ont signalé, le feuillet moyen reste constamment épithélial, et ne produit aucun élément mésenchymateux ; cette observation a contribué pour beaucoup à faire surgir dans l'esprit de ces auteurs leur conception de la théorie du cœlome. Le tube digestif, entièrement droit, est muni de deux ouvertures ; la bouche, encadrée de fortes soies qui servent de mâchoires, est antérieure et terminale, alors que l'anús est placé sur la face dorsale de l'individu et en avant de l'extrémité postérieure. L'hermaphroditisme est la règle. Enfin le corps, allongé et cylindrique, possède dans sa moitié postérieure deux nageoires latérales et une nageoire terminale, qui servent à l'animal pour se mouvoir dans l'eau ; ces êtres sont, en effet, pélagiques, et habitent la surface de la mer.

La situation des Chœtognathes dans la classification a prêté et prête encore à beaucoup de controverses ; on les a successivement rapprochés de la plupart des grands groupes connus. La présence de soies entraînait plusieurs naturalistes à les ranger parmi les Annélides ; celle des centres nerveux ganglionnaires portait plusieurs autres à en faire autant pour les Mollusques ; enfin, un bon nombre d'auteurs récents les classe encore à côté des Némathelminthes. L'opinion des frères Hertwig doit seule être admise aujourd'hui : les Chœtognathes constituent un embranchement spécial, qu'il faut placer à côté des animaux dont le cœlome est d'origine entérocoelienne. La forme du corps, l'existence de soies, ou la condensation ganglionnaire des centres nerveux, sont des particularités d'ordre secondaire, eu égard à celles qui touchent aux feuillets blastodermiques ; d'autre part, l'organisation de ces êtres est tellement différente, et sur tous les points, de celle qui existe ailleurs, que la valeur d'embranchement donnée à leur groupe est fort justifiable. Cet embranchement des Chœtognathes constitue, parmi les Enterocoelomiens, une section à part, que rien ne raccorde aux

autres, si ce n'est l'origine similaire des cavités coelomiques.

Les Chœtognathes ne sont représentés dans la nature actuelle que par deux genres principaux : les *Sagitta* et les *Spadella*. Ce petit nombre n'est pas une objection contre le fait d'établir un embranchement, ayant la même importance que celui des Vertébrés par exemple, ou des Échinodermes. La quantité des représentants n'entre point ici en ligne de compte ; les seules considérations à admettre portent sur la qualité des caractères fournis, sur leur valeur relative. Et, sous ce rapport, le groupe des Chœtognathes est aussi bien isolé, et tranché, parmi les autres animaux que ceux nommés plus haut.

**NÉPHROPHORES.** — Le nom donné à cet embranchement signifie *porteur de néphridies*. Les *néphridies* sont ces appareils rénaux particuliers, dont les Trochozoaires offrent un autre exemple, qui consistent en tubes s'ouvrant d'une part dans la cavité coelomique ou dans ses dépendances, et débouchant de l'autre à l'extérieur. Lorsque l'animal possède plusieurs de ces tubes, ces derniers se groupent par paires placées à la file tout le long du corps ; cette disposition est celle offerte par les Néphrophores. Elle constitue le plus important de leurs caractères, car on ne la retrouve chez aucun autre Enterocoelomien ; l'organisation la plus voisine sous ce rapport est montrée par plusieurs des Vertébrés inférieurs ; elle diffère de la précédente en ce que les tubes du même côté, au lieu de s'ouvrir séparément au dehors, s'abouchent avec un canal collecteur interne qui seul parvient à l'extérieur. Ce groupe porte encore d'autres noms ; divers auteurs lui donnent celui d'*Onychophores*, à cause de la présence de griffes cornées placées sur l'extrémité des pattes ; plusieurs autres naturalistes le désignent par l'expression de *Protrachéates*, car ils le placent parmi les Arthropodes trachéates, et le considèrent comme établissant une transition entre les Annélides et ces derniers, c'est-à-dire comme représentant un type de Trachéate primitif.

Les Néphrophores sont des Enterocœlomiens. Leur embryogénie, assez condensée à la suite des relations nutritives qui s'établissent entre la mère et le fœtus, car ce dernier est conservé dans l'utérus et nourri par une sorte de placenta, montre cependant avec netteté l'origine du cœlome et du mésoderme aux dépens de diverticules enterocœliens. Ces derniers ont été vus pour la première fois par Balfour ; des recherches plus récentes montrent que cette provenance n'est pas toujours bien nette ; car, à la suite de la condensation des phénomènes embryonnaires, le protendoderme se borne souvent à s'épaissir dans les régions où les diverticules devraient apparaître ; et le mésoderme se sépare directement, par un clivage, de ces cordons épaissis. Le fait est en tout semblable à celui que présentent d'autres Enterocœlomiens à développement abrégé ; l'ébauche de la cavité cœlomique, au lieu de communiquer dès sa genèse avec la cavité utérine, se creuse indépendamment d'elle dans la masse du mésoderme.

Une nouvelle particularité importante de ces animaux est donnée par la disposition de leurs centres nerveux ; ceux-ci se composent d'un cerveau formé de deux ganglions accolés, desquels se dégagent deux cordons médullaires ventraux, dont chacun est placé sur l'un des côtés du corps, et que réunissent de place en place de fines commissures. Cette situation ventrale de la plus grande partie des centres nerveux est propre aux Néphrophores.

Actuellement, presque tous les naturalistes rangent ces êtres parmi les Arthropodes, en les considérant comme intermédiaires entre ceux-ci et les Annélides. Il est pourtant bien difficile, si l'on tient compte de toutes les particularités organiques, d'accepter une pareille opinion. Les Annélides et les Arthropodes sont des Schizocœlomiens ; leur mésoderme est engendré par des initiales, soit en petit nombre, soit rassemblées en une masse compacte, mais ne présente jamais à son début la disposition propre aux Néphrophores. Quant à la recherche d'un passage entre les unes et les autres, tout

porte à croire qu'elle n'aboutira point ; car les Annélides et les Arthropodes constituent deux types bien différents, à en juger d'après les faits, d'après les observations tirées de leur embryogénie, et aucun intermédiaire ne les raccorde.

Les affinités des Néphrophores avec les Annélides tiennent à la présence de néphridies dans les deux cas ; cette ressemblance est assurément digne de considération. Mais il ne faut pas oublier qu'elle n'existe pas dans le principe. Les néphridies des Annélides proviennent de la segmentation d'un unique canal primitif, le *rein céphalique*, que l'embryon possède ; celles des Néphrophores naissent séparément les unes des autres, et leurs embryons ne montrent aucune trace d'un appareil comparable à ce rein céphalique. L'origine est donc différente ; et d'après ce fait, il est permis de conclure à l'absence d'homologies réelles entre ces deux systèmes rénaux, bien que leur similitude soit fort grande.

D'autre part, les relations de ces animaux avec les Arthropodes seraient basées sur la présence de trachées dans les deux cas, et aussi sur celles de membres appartenant au type des pattes articulées. Les appendices coniques et à courts articles des Néphrophores ne rappellent pas trop les pattes des Arthropodes vrais ; leurs papilles buccales, de leur côté, ne ressemblent en rien aux pièces buccales des Arthropodes, qui sont des membres transformés ; enfin, leurs deux antennes correspondent à des elongations de l'extrémité antérieure du corps, et non à des membres réels. Quant aux trachées des uns et des autres, elles concordent en ce qu'elles sont formées de tubes qui s'ouvrent au dehors et pénètrent dans l'intérieur de l'organisme ; mais elles diffèrent quant à leur disposition. Celles des Arthropodes trachéates sont régulièrement placées sur les côtés du corps, alors que celles des Néphrophores sont réparties sans aucun ordre, et chacune d'elles consiste en un tube très court qui se divise brusquement en branches nombreuses.

En faisant la somme de ce qui est exact dans ces ressemblances et de ce qui ne l'est pas, les Néphrophores parais-

sent n'avoir aucune relation réelle avec les Annélides ni avec les Arthropodes. Ils constituent un groupe particulier, que l'importance de ses caractères autorise à considérer comme un embranchement. Ce dernier fait à son tour partie de la section des Enterocœlomiens, à cause de l'origine de son coelome, et forme en elle un type spécial, aussi isolé et aussi tranché que l'est celui des Choetognathes. L'embranchement des Néphrophores ne renferme, dans la nature actuelle, qu'un seul genre : le genre *Peripatus*.

ÉCHINODERMES. — *Caractères*. — Les Échinodermes sont, avant tout, caractérisés par la possession d'un système organique qui leur est propre, et que l'on ne retrouve nulle part ailleurs : *l'appareil ambulacraire*. Cet appareil est essentiellement constitué par un système de tubes, les *vaisseaux ambulacraires*, qui parcourent le corps à des distances égales les uns des autres, se raccordent tous à un canal annulaire qui entoure l'œsophage, l'*anneau ambulacraire*, et portent de place en place des expansions cylindriques, les *ambulacres*. Ces derniers sont capables de faire saillie hors des téguments en sortant à travers des ouvertures à cet usage, et servent à l'animal pour se déplacer, en lui permettant de s'appuyer sur eux : d'où leur nom (*ambulare*, marcher). Ce système tubulaire communique en outre avec un canal, le *canal du sable* ou *canal hydrophore*, qui s'ouvre au dehors d'ordinaire, ou plus rarement dans la cavité coelomique; parfois, cet unique conduit est remplacé par un grand nombre d'organes analogues, qui mettent également en relation les espaces coelomiques avec le dehors. En somme, le système ambulacraire est un appareil hydrostatique, qui puise de l'eau dans le milieu environnant, soit d'une manière directe, soit indirectement, et qui utilise l'eau absorbée pour gonfler les ambulacres, les rendre turgescents, les faire saillir au dehors, et leur permettre ainsi d'accomplir leurs fonctions locomotrices.

L'appareil ambulacraire est de genèse très précoce ; il

prend naissance aux dépens de l'enterocœle dès l'apparition de ce dernier. Les Échinodermes sont des Enterocœlomiens; l'entéron de leurs larves émet un ou deux diverticules, suivant le type, qui sont chargés de former le cœlome et le mésoderme. Et dès l'instant de cette émission, le diverticule unique, ou l'un d'eux, dans le second cas, se divise en deux segments, dont l'un continue son évolution comme *entéro-cœle* pour donner le cœlome, et dont l'autre, l'*hydrocœle*, évolue pour produire l'appareil ambulacraire. Ainsi ce dernier est vraiment d'une haute importance pour caractériser les Échinodermes, non seulement en ce qu'il existe chez ces animaux et non ailleurs, mais encore en ce qu'il se montre dès les premières phases embryonnaires.

L'embryogénie des êtres compris dans cet embranchement montre encore quelques particularités supplémentaires. Les parois des diverticules enterocœliens, et celles de l'hydrocœle, engendrent des tissus tout en conservant leur disposition épithéliale; mais il existe en outre un mésenchyme, qui fournit le tissu conjonctif du corps et une part de la musculature. La plupart des éléments de ce mésenchyme proviennent des parois épithéliales des enterocœles, et dérivent ainsi de l'épithéliomésoderme; mais, par l'effet, sans doute, d'un déplacement précoce dans le temps, les premiers d'entre eux sont produits par le protendoderme avant que les diverticules enterocœliens ne se séparent de lui.

Un autre phénomène embryonnaire des Échinodermes consiste en la présence fréquente de larves adaptatives. Ces dernières portent divers noms suivant leurs formes, ceux de *Pluteus*, d'*Auricularia*, de *Bipinnaria*, etc.; leurs organes supplémentaires et à elles propres sont des appendices locomoteurs souvent couverts de cils vibratiles, ayant tantôt l'aspect de bras ou de tentacules, tantôt celui d'expansions lamelleuses. Ces appareils disparaissent au moment où l'économie de l'adulte commence à s'ébaucher; ils sont parfois tellement volumineux par rapport à ceux qui doivent persister, que l'ensemble de ces derniers paraît ne constituer qu'une

petite masse localisée et placée sur l'un des côtés de la larve. Les anciens naturalistes pensaient, en ce cas, que l'adulte est bourgeonné par la larve, et assimilaient ces métamorphoses à une alternance de générations. Il n'en est rien ; ce phénomène résulte de l'accroissement considérable pris par les organes embryonnaires adaptatifs.

L'expression d'*Échinodermes*, ou d'*animaux à peau épineuse*, qui sert à nommer l'embranchement, n'est pas toujours justifiée. Mais un caractère relatif aux téguments, et qui est presque invariable, se rapporte à l'existence fréquente en eux de petits corps calcaires, les *spicules*. Certains Échinodermes, comme les Holothuries, possèdent un chiffre restreint de ces derniers ; les autres en ont, par contre, un nombre bien plus grand, et les soudent les uns aux autres pour former des plaques. Celles-ci s'agencent à leur tour pour donner une carapace, le *test*. Le test n'est pas extérieur à l'animal ; il est, par son origine, plongé dans les téguments, et se trouve enveloppé par une couche conjonctive qu'entoure à son tour l'assise ectodermique.

Les jeunes embryons des Échinodermes commencent par être disposés suivant une symétrie bilatérale, et un certain nombre d'organes conservent chez l'adulte une telle orientation ; tels sont, par exemple, les annexes du tube digestif, les circonvolutions intestinales. Le maintien de la symétrie bilatérale est plus accentué chez les Holothuries que chez les autres classes de l'embranchement. Puis, à mesure que l'appareil ambulacraire se développe, et que les vaisseaux qui le composent font leur apparition, ces derniers se placent à égale distance les uns des autres et se disposent suivant une symétrie radiale ; comme ils sont, dans la règle, au nombre de cinq, ils s'orientent d'après une symétrie radiale à cinq rayons. La plupart des organes suivent le système ambulacraire dans ces modifications, et les centres nerveux sont surtout remarquables à cet égard. Ces derniers se modèlent entièrement sur l'appareil des ambulacres et s'arrangent comme lui ; ils se composent de même de cinq cordons ner-



veux, qui accompagnent les vaisseaux correspondants, et vont se réunir à un autre cordon circulaire placé autour de l'œsophage.

Les Échinodermes se trouvent moins isolés que les Néphrophores ou que les Chœtognathes. Les larves des Balanoglosses — qui constituent l'embranchement suivant, celui des Enteropneustes — rappellent d'assez près, par leur tournure générale, celles de divers Échinodermes. Les premières ont reçu le nom de *Tornaria*; elles offrent, dans leur corps, une vésicule qui ressemble assez exactement à l'hydrocœle des jeunes embryons d'Échinodermes; mais cette vésicule ne donne point d'appareil ambulacraire. Du reste, les Enteropneustes, et tous les Notoneures avec eux, sont caractérisés par le fait que la région initiale de leur tube digestif sert à la respiration. Pareil phénomène, beaucoup moins prononcé pourtant, existe chez la plupart des Échinodermes, car une zone intestinale, à parois plus minces qu'ailleurs, et traversée par un courant d'eau constant, sert évidemment à accomplir une fonction respiratoire.

*Classification.* — L'embranchement des Échinodermes renferme deux sous-embranchements : celui des *Cystomorphes* et celui des *Brachiés*. Les représentants du premier sont caractérisés, comme le nom l'indique, par leur corps simple, nullement divisé en lobes, et vésiculeux à cause du volume considérable de la cavité générale. Les Brachiés sont, par contre, lobés; leur organisme émet, sur son pourtour, des expansions nommées *bras*, dont le nombre est d'ordinaire fixé à cinq. Chacune de ces sections contient trois classes.

Les trois classes comprises dans le sous-embranchement des Cystomorphes sont les *Holothurides*, les *Cystides* et les *Echinides*. Le corps des Holothurides est allongé, souvent cylindrique; les téguments contiennent des spicules calcaires d'aspect précis, mais en quantité insuffisante pour se rejoindre les uns les autres et se souder. Il n'en est point de même pour les deux classes suivantes, dont le corps est ra-

massé, et dont les spicules tégumentaires s'unissent pour former des plaques ; ces plaques se serrent les unes contre les autres, et constituent de cette façon un test résistant qui enveloppe tout l'animal. Le chiffre de ces plaques est considérable chez les Cystides, et sujet à variations suivant les types ; les représentants de cette classe sont tous fossiles, et placés dans les terrains les plus anciens. Le nombre des plaques du test est moindre, fixe, pour ce qui est des Échinides ; et, en outre, ces dernières sont disposées en séries régulières qui partent de l'une des extrémités de l'individu pour se diriger vers l'autre.

Les Brachiés renferment les trois classes suivantes : les *Astérides*, les *Ophiurides* et les *Crinoïdes*. Le corps des *Astérides* est divisé en cinq lobes, les *bras* ; ceux-ci se rejoignent par leur base, de manière à ne laisser qu'une faible importance à la partie centrale, qui correspond aux bases soudées des bras ; ces derniers contiennent des expansions de la cavité générale. Les *Ophiurides* présentent également cinq bras, mais ces derniers sont plus petits, nullement en contact par leurs bases adhérentes, et ne possèdent aucune dépendance directe de la cavité générale ; ces appendices se rattachent à une partie centrale, le *disque*, relativement plus importante que son homologue des *Astérides*. Enfin, les *Crinoïdes* portent également cinq bras, qui diffèrent des précédents en ce qu'ils se bifurquent et se munissent de nombreuses branches latérales nommées *pinnules* ; de plus, leur corps est monté sur un long pédoncule, au moins durant le jeune âge pour certains d'entre eux.

ÉCHINODERMES.....	{	Cystomorphes.....	{	Holothurides.
			{	Cystides.
			{	Échinides.
	{	Brachiés.....	{	Astérides.
			{	Ophiurides.
			{	Crinoïdes.

*Affinities.* — Plusieurs auteurs estiment que les formes les plus simples des Échinodermes appartiennent à la section des Brachiés, et notamment aux *Ophiurides* et aux *Astérides* ;

ils rattachent les Cystomorphes à ces derniers par la diminution progressive des bras, et leur soudure avec le reste du corps. Ils pensent en sus que ces formes les plus simples représentent des colonies, dans lesquelles le disque est l'individu primordial, le zoïte, et les cinq bras sont des zooïdes secondaires produits sur ce dernier par bourgeonnement. E. Perrier, entre autres, s'est appliqué à défendre cette opinion avec le plus grand talent. Il est pourtant bien difficile de l'accepter dans l'état présent de la science. La structure des Brachiés est, sans conteste, plus complexe que celle de la plupart des Cystomorphes, et notamment des Holothurides. Autant qu'il est permis de juger d'après les faits, les bras correspondent à des lobes de la région marginale de l'organisme, et non à des bourgeons ; ils ne contiennent aucune partie du tube digestif ni de l'endoderme, contrairement à ce qu'il en est chez les autres animaux qui se reproduisent par gemmiparité. Enfin, le développement comporte la présence de larves secondaires, et de phénomènes souvent compliqués, que les Holothurides ne présentent point à un tel degré.

Les Holothurides sont, sans doute, les types inférieurs parmi les Échinodermes connus. Cette assertion s'appuie sur le nombre restreint des spicules tégumentaires, sur la disposition simple de l'appareil ambulacraire, sur l'existence d'une cavité générale à l'état d'oligocœlome, enfin sur ce fait que leur embryogénie comporte moins d'altérations secondaires que celle des autres Échinodermes. Les Cystides se rattachent directement aux Holothurides, du moins par la nature de leur test, qui est la seule partie de leur organisme venue jusqu'à nous ; les spicules des téguments sont en plus grande quantité que chez les Holothurides, et se réunissent pour former un chiffre élevé de plaques ; d'un autre côté, par leur aspect ramassé et globuleux, ils conduisent aux Échinides. Parmi ces derniers, les *Paléchinides*, c'est-à-dire les Échinides les plus anciens, possèdent plus de plaques que les autres ; mais le nombre de ces pièces est cependant rigoureusement déterminé. En suivant la série

qui va des Holothurides aux Échinides en passant par les Cystides, on voit deux phénomènes se présenter : le corps perd son aspect cylindrique pour devenir globuleux, ou pour se déprimer en un disque, et la quantité des spicules augmente, afin de produire des plaques, dont le nombre est d'abord considérable et nullement précis, pour devenir ensuite restreint et régulier.

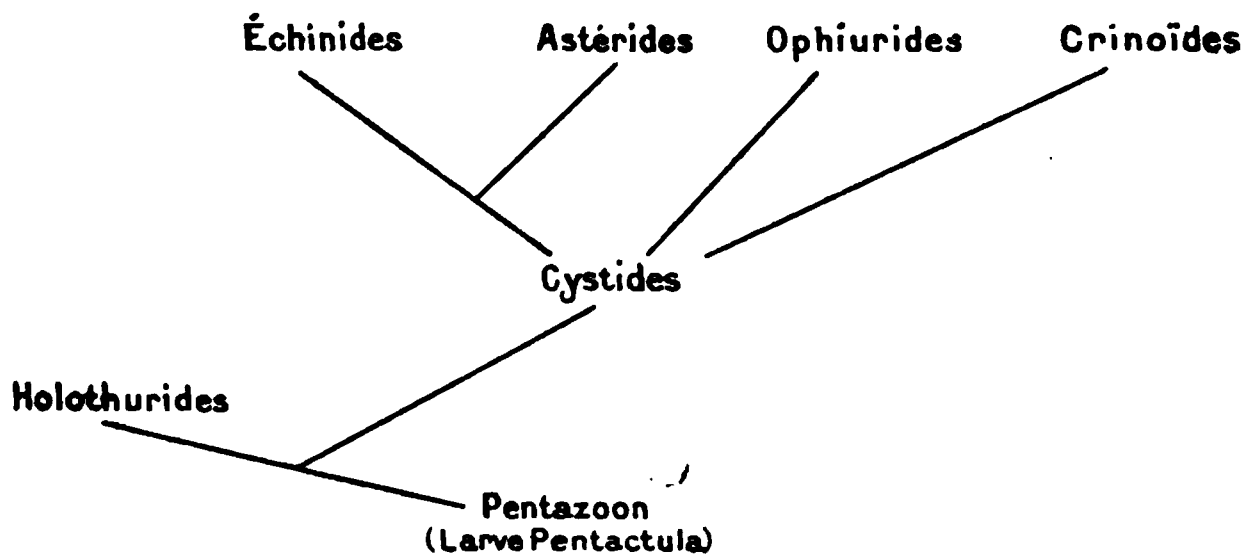
Les Crinoïdes se rattachent aux Cystides ; il existe même, parmi les Échinodermes fossiles, un certain nombre de types qui établissent un passage des premiers aux seconds ; les principaux de ces êtres intermédiaires sont les Blastoïdes. Cette nouvelle série montre la production des bras sur le corps, d'abord semblables à des petits tentacules, puis devenant de plus en plus volumineux à mesure que le corps perd lui-même de sa taille première. Il est plus difficile de trouver les affinités des Astérides et des Ophiurides ; les renseignements donnés par l'embryologie sont en ce cas fort incomplets, à cause de la présence constante de larves secondaires, et de la difficulté où l'on se trouve de juger de la valeur des faits. Les Astérides paraissent se rattacher aux Échinides ; il est même possible de les comparer, comme le pense Gegenbaur, à des Échinides aplatis, dont le corps s'est fendu en cinq lobes, qui sont les bras, et dont la partie des téguments qui entoure l'anus s'est agrandie au point de recouvrir toute la face supérieure de l'organisme. Les relations des Ophiurides avec les Échinides sont certainement plus lointaines, bien que les larves des uns rappellent de près celles des autres ; il est impossible de se prononcer à cet égard ; les probabilités sont en faveur d'un rapprochement des Ophiurides avec certains types de Cystides.

Ainsi que Semon l'a indiqué, si l'on résume et si l'on rassemble tous les phénomènes principaux du développement embryonnaire des Echinodermes, on obtient une larve, assez semblable à celle des Holothurides, et constituée de la manière suivante : le corps est muni de cinq tentacules ; son tube digestif possède deux orifices extérieurs,

parmi lesquels l'anus correspond à l'entéropore ; sa cavité générale est un oligocœlome ; son appareil ambulacraire se compose d'un anneau péri-œsophagien muni d'un canal hydrophore qui débouche au dehors, et de cinq vaisseaux qui se rendent dans les tentacules. Cette larve fondamentale des Échinodermes a été nommée *Pentactula* par Semon ; elle existe, avec ses caractères essentiels, chez tous les représentants de l'embranchement.

Si, de la notion d'affinités, on remonte à celle de l'évolution généalogique, il est sans doute acceptable de considérer comme ancêtres des Échinodermes des animaux semblables à cette *Pentactule* synthétique. Ces êtres disparus provenaient de gastrules ; leur organisme fort simple se composait d'un intestin à deux ouvertures, d'un vaste oligocœlome que les Cystomorphes ont conservé, et d'un rudiment d'appareil ambulacraire ; la symétrie radiaire commençait à se manifester d'après la présence de cinq tentacules péribucaux, dans lesquels pénétraient des expansions du système ambulacraire. Les Échinodermes, qui proviennent d'eux, ont conservé cette disposition essentielle de l'organisme, tout en compliquant de beaucoup les détails. Il est permis de donner un nom à ces ancêtres hypothétiques : celui de *Pentazoon*, qui exprime le début de la symétrie radiaire à cinq axes.

En tenant compte de ces considérations supplémentaires, le tableau d'affinités des Echinodermes peut être établi comme ci-dessous :



**ENTÉROPNEUSTES.** — L'embranchement des Entéropneustes, ou des animaux dont une partie du tube digestif sert à la respiration, est important en ce sens qu'il représente un des types les plus simples des Notoneures, et qu'il dénote l'existence de certaines relations entre ces derniers et les Échinodermes. La larve des Entéropneustes, dite *Tornaria*, possède en effet un organe qui manque aux autres Notoneures, qui persiste chez l'adulte dans la région antérieure du corps, et ressemble entièrement par son début et par son aspect à l'ébauche de l'hydrocœle des Échinodermes. Seulement ce dernier entoure l'œsophage à la manière d'un anneau, et donne naissance à des vaisseaux ambulacraires, alors que son homologue des Entéropneustes reste indivis et ne subit aucune modification particulière. D'autre part, les appareils respiratoires de tous les Notoneures proviennent de la région antérieure du tube digestif ; et il est intéressant de remarquer, à cet égard, qu'une partie de l'intestin des Échinodermes sert également à la respiration, sans former cependant une région aussi limitée ni aussi complexe que chez les premiers.

Si l'on rassemble ces diverses affinités, il est permis de se représenter un être plus simple encore que la Pentactule des Échinodermes, et semblable à la première forme larvaire de ces animaux, à celle qui succède immédiatement à la phase gastrulaire. Cette larve, pourvue d'un enterocœlome et d'un hydrocœle non encore divisé, privée de tentacules, rappelle de très près la *Tornaria* des Enteropneustes. Mais, dès que cet état embryonnaire est dépassé, la divergence s'établit ; les embryons des Échinodermes restent privés de notocorde, d'axe nerveux dorsal, et produisent un appareil ambulacraire aux dépens de leur hydrocœle ; alors que ceux des Entéropneustes conservent à leur hydrocœle une structure fort peu complexe, et engendrent un cordon nerveux dorsal avec quelques pièces squelettiques.

Le nom d'*Enteropneustes* exprimait vraiment un caractère particulier, lorsqu'on plaçait ce groupe parmi les Vers ; il

cesse d'en être ainsi, lorsque ces animaux occupent la place voulue par leurs relations, car tous les Notoneures respirent également par la région initiale de leur intestin. Il est cependant loisible de conserver ce terme, adopté par tous les naturalistes ; il suffit de tenir compte de la réserve précédente.

Cet embranchement n'est représenté dans la nature actuelle que par un genre, le *Balanoglossus*. Ses caractères essentiels ont déjà été donnés plus haut, dans la classification générale, et se résument dans les faits suivants : la notocorde, d'étendue restreinte, découpée pour la plus grande part en pièces séparées, n'existe que dans la région branchiale ; les centres nerveux comprennent un cordon ventral, en sus de la moelle dorsale propre à tous les Notoneures ; enfin, le corps est allongé, cylindrique, et semblable à celui des Vers.

**TUNICIERS. — Caractères.** — Le terme *Tuniciers* exprime une particularité des plus remarquables pour les animaux placés dans cet embranchement ; leur corps est, en effet, recouvert par une cuticule très épaisse, de consistance cartilagineuse le plus souvent, molle parfois, et qui constitue une sorte de tunique enveloppant l'individu entier. Cette cuticule est, par son origine, un exsudat ectodermique ; elle renferme des cellules empruntées à cet ectoderme, peut-être au mésoderme (d'après Kowalevsky), qui y subissent souvent une dégénérescence vacuolaire ; la présence de ces éléments cellulaires a fait prendre parfois cette cuticule pour un tissu conjonctif ; plusieurs auteurs disent avoir trouvé à la surface de la tunique un épithélium, qu'ils assimilent de ce fait à l'ectoderme. Ces assertions sont inexactes ; l'embryogénie et l'anatomie s'accordent pour démontrer que la tunique est extérieure au corps entier ; cette assise doit être considérée comme une cuticule d'une nature spéciale.

Le mésoderme des Tuniciers subit hâtivement, dès les premières phases embryonnaires, une désagrégation qui le

fait passer à l'état mésenchymateux ; cette structure se conserve désormais, et reste à l'adulte. Les centres nerveux se composent seulement de la moelle dorsale ; celle-ci s'épaissit vers son extrémité antérieure, pour former en ce point un petit ganglion céphalique. La notocorde, plus développée que celle des Enteropneustes, ne se trouve, lorsqu'elle existe, que dans la région postérieure du corps ; celle-ci affecte l'aspect d'une queue. Cette disposition vaut parfois aux Tuniciers le nom d'*Urocordés*. Les représentants de la classe la plus nombreuse, de celle des *Caducicordes*, sont remarquables en ce sens qu'ils possèdent bien, durant leur vie larvaire, une queue pourvue de sa notocorde ; mais ces organes disparaissent par atrophie au moment où les individus parviennent à l'état adulte. Ce phénomène concorde avec la manière d'être de ces animaux, qui sont fixés à des corps étrangers, ou doués d'une mobilité peu prononcée ; il est donc permis de voir dans cette connexité une relation de cause à effet.

Alors que les Caducicordes étaient les seuls Tuniciers dont on connaissait l'organisation anatomique, et alors que les caractères embryonnaires n'étaient pas appréciés d'après leur valeur véritable, les naturalistes plaçaient ces animaux à côté des Mollusques Lamellibranches. A. Kowalevsky fut le premier à signaler les affinités réelles de ces êtres. Les relations étroites qui unissent les Tuniciers aux Vertébrés, et qui contribuent à les placer parmi les Notoneures, sont incontestables aujourd'hui. Elles ressortent des phénomènes du développement, et même de certains détails de la structure anatomique. La présence d'un axe nerveux dorsal, celle d'un appareil respiratoire dépendant de la région initiale du tube digestif, ne se trouvent guère en effet que chez ces animaux, les Vertébrés et les Enteropneustes. Et l'étude de l'embryogénie corrobore ces faits en les mettant à leur vraie place.

*Classification et Affinités.* — L'embranchement des Tuniciers renferme deux classes : celle des *Pérennicordes* et celle des *Caducicordes*. Les représentants de la première



conservent, comme leur nom l'indique, leur queue et leur notocorde durant leur vie entière ; par contre, ceux de la seconde ne possèdent ces organes que pendant leur existence larvaire, et les perdent lorsqu'ils deviennent adultes. La structure des premiers est, en outre, de beaucoup plus simple que celle des seconds. Ces derniers sont d'organisation relativement complexe ; l'un des principaux indices de supériorité consiste en la présence, autour de la branchie, d'une cavité, nommée *cavité péribranchiale*, qui communique avec le dehors et sert au passage de l'eau. Cet appareil manque constamment aux Pérennicordes.

Si les différences d'organisation sont assez grandes entre les deux classes pour ce qui touche à l'état adulte, il n'en est pas de même lorsqu'on compare les larves des uns aux formes définitives des autres. Les embryons libres des Caducicordes sont entièrement semblables à des Pérennicordes adultes ; ce fait dénote les relations étroites qui unissent les deux groupes. Les Caducicordes correspondent à des Pérennicordes privés de queue, de notocorde, et dont le reste de l'économie parvient à une complexité excessive ; par suite, durant leur vie larvaire, alors qu'ils possèdent une queue et un organisme simple, ils ne montrent aucune des dissemblances qu'ils offrent plus tard.

**VERTÉBRÉS. — Caractères.** — Les caractères des Vertébrés, c'est-à-dire des animaux qui parviennent à posséder l'organisation la plus élevée, sont de deux sortes : les uns leur sont communs avec les autres Notoneures, avec les Tuniciers et les Enteropneustes ; les seconds leur sont propres. Les premiers sont déjà connus ; ils tiennent à l'origine entérocoelienne du coelome, à la situation dorsale des centres nerveux, et à la présence d'une notocorde ; les autres portent, dans leur essence, sur le développement et sur la structure du mésoderme. Ce feuillet acquiert, en effet, une complexité extrême et une disposition remarquable, que l'on ne retrouve nulle part ailleurs. A côté de lui, la notocorde prend aussi

une grande extension ; au lieu de rester limitée dans une région restreinte de l'organisme, elle parcourt le corps entier depuis l'extrémité antérieure jusqu'à l'extrémité postérieure, depuis la tête jusqu'à la queue : d'où le nom de *Céphalocordés* donné aux Vertébrés par certains auteurs, en opposition aux termes d'*Urocordés* et d'*Hémicordés* accordés aux Tuniciers et aux Enteropneustes..

Le mésoderme se divise en deux parties : l'une mésenchymateuse, l'autre épithéliale, et devient double de ce fait. La partie mésenchymateuse donne le tissu conjonctif de l'économie entière, avec tous ses dérivés ; le polycœlome dont elle est creusée constitue à son tour l'appareil irrigateur, différencié en un système sanguin et en un système lymphatique. La part épithéliale se scinde, dans sa région dorsale seulement, en métamères nombreux placés les uns derrière les autres ; les parois de ces métamères, et notamment la splanchnopleure, donnent la musculature, et leurs cavités disparaissent dans le cours du développement embryonnaire. Il n'en est point ainsi pour la région ventrale de l'épithélio-mésoderme, qui reste indivise ; l'oligocœlome qu'elle contient fournit la cavité générale du corps avec ses dépendances, cavité péricardique et cavités pleurales, et sa paroi produit l'endothélium qui limite ces espaces. Une telle scission du feuillet moyen en deux parts, suivie de la segmentation métamérique de l'épithélio-mésoderme dans sa région dorsale, manque aux autres Notoneures, et représente le caractère fondamental de l'organisme des Vertébrés.

Deux autres particularités contribuent également à donner à cet organisme une physionomie spéciale, en ce sens qu'ils manquent aux Tuniciers et aux Enteropneustes, alors que les Vertébrés les possèdent ; mais elles sont moins caractéristiques que les précédentes, tirées de l'extension de la notocorde et de la métamérie du mésoderme, car elles font défaut aux représentants les plus simples de l'embranchement, aux Vertébrés acraniens. Ces deux particularités nouvelles portent sur la présence constante, sauf l'exception

offerte par ces Acraniens, d'un squelette interne disposé autour de la notocorde, et d'un appareil excréteur segmentaire. La partie essentielle de ce squelette consiste en pièces cartilagineuses ou osseuses, formées aux dépens du mésenchyme, et placées autour de la notocorde à la manière d'anneaux ; ces pièces sont les *vertèbres*, d'où le nom de *Vertébrés* donné à l'embranchement entier, et que les Acraniens ne méritent guère. Cependant, comme l'existence d'un tel squelette correspond à un renforcement de la notocorde, que possèdent ces Acraniens ; comme d'autre part, la division en vertèbres est une conséquence de la métamérie du mésoderme, que les Acraniens montrent également ; il est permis d'employer ce terme pour désigner l'embranchement, car il est d'usage courant, et exprime en somme une disposition segmentaire commune à tous ces êtres.

L'appareil excréteur est lui-même disposé d'une manière conforme à la segmentation du mésoderme. Il consiste en canaux transverses, qui tantôt débouchent dans les cavités des métamères, tantôt se mettent en relations indirectes, c'est-à-dire en rapports de diffusion et non par communication directe, avec le système sanguin, et s'ouvrent dans un canal collecteur qui va au dehors. Chaque individu possède deux canaux collecteurs, un de chaque côté, dans lequel se déversent les conduits transverses qui leur correspondent. Parmi ces derniers, et sans entrer dans des détails qui sont du ressort de l'embryologie comparée, les uns remplissent effectivement des fonctions urinaires, et cessent de bonne heure, dans le cours de l'évolution embryonnaire, à se rattacher à la cavité générale ; les autres, par contre, conservent toujours de telles connexions, et se modifient pour recueillir, dans la région sexuelle du coelome, les éléments reproducteurs, et pour les conduire au dehors. L'appareil excréteur se divise donc en deux parties, l'une urinaire, et l'autre sexuelle.

Les Vertébrés constituent ainsi un groupe des plus naturels, des plus aisés à définir et à caractériser ; la complexité d'organisation offerte par le plus grand nombre d'entre eux,

l'uniformité du plan suivant lequel cette organisation est construite, contribuent à les distinguer de tous les autres animaux. Aussi forment-ils un embranchement bien délimité, opposable aux autres êtres, et ne paraissant avoir avec eux aucun rapport direct ; souvent même, dans le langage courant, les termes de *Vertébrés* et d'*Invertébrés* sont employés comme des expressions d'un usage simple et commode.

Cependant plusieurs faits montrent qu'il convient de ne pas trop se livrer à ce sentiment ; les uns ne sont pas aussi éloignés des autres qu'on ne serait porté à l'admettre, et, dans certains cas, les différences sont assez restreintes.

Les larves des Tuniciers offrent, on l'a vu, dans l'origine et la disposition mutuelle de plusieurs organes, les plus grandes ressemblances avec les jeunes embryons des Vertébrés. Ceux-ci présentent, en effet, une particularité que l'on ne retrouve guère ailleurs et qui se conserve toute entière chez l'adulte : leurs centres nerveux sont groupés en un long cordon placé sur la ligne médiane dorsale du corps, et soutenu par une baguette rigide (*notocorde* ou *corde dorsale*) située elle-même sur la face dorsale du tube digestif. On croyait autrefois qu'une telle structure était propre aux Vertébrés et vraiment exclusive ; or les larves des Tuniciers l'offrent aussi.

A cette première concordance dont la valeur est extrême, puisque la disposition de ces parties dans le corps règle et dirige celle des autres, s'en ajoutent de nouvelles ; les feuilletts blastodermiques ont une même origine dans les deux cas ; et, de plus, la région initiale du tube digestif se transforme également en un appareil de respiration. Ces homologues ainsi établies, les relations semblent indiscutables ; les Vertébrés ne sont pas isolés dans le monde organique ; ils se relient étroitement à plusieurs êtres de structure plus simple, et ces êtres sont les Tuniciers.

Ces conclusions ne sont pas cependant acceptées par tous les biologistes, et sont encore rejetées par plusieurs. Une première circonstance défavorable porte sur l'examen des

phénomènes ultimes du développement ; les embryons des Vertébrés compliquent sans cesse leur structure jusqu'au moment où ils atteignent l'état adulte, alors qu'il n'en est pas ainsi pour la plupart des Tuniciers ; leur notocorde se détruit, avec la majeure partie de l'axe nerveux, vers la fin de la période larvaire ; et l'animal se trouve ainsi privé des principaux caractères qui servaient à établir la ressemblance.

Cette objection cède pourtant à une étude attentive. Si une régression pareille atteint un grand nombre de Tuniciers, elle ne s'exerce pas sur divers d'entre eux, tels que les Appendiculaires (*Pérennicordes*) ; ceux-ci conservent jusqu'à la mort, tout comme les Vertébrés les plus simples, leur corde dorsale et leurs centres nerveux allongés. Puis, en généralisant, de telles destructions ne sont pas rares dans le règne animal. Les Crustacés parasites en offrent de nouveaux exemples, tout aussi intéressants que le cas dont il vient d'être question ; et cependant les naturalistes s'accordent à reconnaître que ces changements n'ont aucune importance lorsqu'il s'agit d'établir les affinités naturelles ; car ces affinités sont précisées d'une façon suffisante par les phases larvaires primitives. Cette objection ne mérite donc pas d'être prise en considération sérieuse ; mais il n'en est pas de même pour une autre, donnée en premier lieu par *Semper*, et reproduite depuis par divers auteurs avec toutes les conséquences qu'il est possible d'en tirer.

Les faits qui ont servi à établir cette nouvelle assertion contraire sont au nombre de deux : l'un porte sur le développement des feuilletts blastodermiques des Vertébrés, l'autre sur celui de leur appareil urinaire. Ce dernier est représenté par une paire de tubes portant de place en place, à des intervalles réguliers, plusieurs branches divergentes ; ils ont ainsi un aspect ramifié. Quant aux feuilletts du blastoderme, celui d'entre eux qui, par sa situation intermédiaire, mérite le nom de *mésoderme*, ne conserve pas son caractère primitif de simplicité ; il se divise en un nombre considérable de segments,

de métamères groupés à la file, et dont la rangée s'étend d'une extrémité à l'autre du corps.

Ces deux particularités manquent aux Tuniciers, et ne se retrouvent guère, parmi les Invertébrés, que, chez les Vers annelés. Aussi plusieurs naturalistes, accordant à ces caractères une valeur plus grande qu'à ceux tirés de la notocorde et de l'axe nerveux, n'hésitent pas à séparer les Vertébrés des Tuniciers pour les rapprocher des Annélides.

Les termes de la discussion ainsi fixés ne permettent guère d'arriver à des résultats sérieux; il est, en effet, bien difficile, pour ce qui touche aux premiers phénomènes de l'évolution embryonnaire, d'affirmer systématiquement que la valeur de telle circonstance est plus grande que celle de telle autre. Tout est ici question de mesure; il ne faut pas persister à voir le fait seul en soi pour en déduire les conséquences, mais rechercher ses relations et son origine, appliquer dans toute son étendue la méthode de comparaison, pour en arriver à se faire une opinion bien assise. Si, à l'exemple de divers biologistes de l'école allemande, on se borne, pour établir les ressemblances, à considérer seulement un ou deux organes de l'être, on s'expose à de fréquentes méprises. Il faut examiner tous les faits en eux-mêmes, et, dans leurs rapports mutuels, les suivre autant que possible depuis leur première origine jusqu'à leur état définitif, discerner parmi eux les accessoires des principaux, et se baser sur ces derniers pour édifier les homologies.

Les anciens naturalistes, préoccupés de grouper tous les animaux en une série linéaire allant de l'Infusoire au Mammifère, avaient admis *que le Vertébré correspond à une Annélide renversée*; la moelle nerveuse ventrale de cette dernière, se trouvant ainsi reportée sur le dos, serait placée dans la même situation que celle du Vertébré. De nombreuses considérations, tirées de la symétrie générale du corps et des rapports mutuels des organes, empêchent d'accepter cette manière de comprendre les choses; sans entrer dans leur examen détaillé, il suffit de rappeler ici la donnée relative à

**l'origine des centres nerveux.** L'ébauche de ces derniers est simple, continue, dorsale dès le début, chez tous les représentants du type Vertébré; alors que, dès le début, celle des Annélides est double, discontinue, en partie dorsale, mais en majeure partie ventrale. Quelques suppositions que l'on soit capable de faire pour expliquer le renversement et le changement de symétrie, il est difficile de les accorder avec une telle opposition, et de trouver une ressemblance entre deux phénomènes aussi distincts.

Mais, disent plusieurs auteurs, les considérations tirées de la disposition métamérique du mésoderme et de l'appareil urinaire ont une importance plus grande, et suffisent à elles seules pour établir et démontrer l'existence d'affinités réelles entre les Annélides et les Vertébrés. Il faut donc examiner de près ces particularités de structure, voir leur origine, suivre leur évolution dans l'embryon, et tenir compte de leurs rapports dans l'économie.

En comparant les faits suivant cette méthode, on s'aperçoit d'abord de grandes dissemblances générales entre les embryons des deux groupes. Les larves de l'un sont couvertes de cils vibratiles courts et serrés, alors que celles de l'autre en sont dépourvues; celles-là possèdent rapidement des organes rénaux et ne montrent jamais de notocorde soutenant leurs ébauches nerveuses, alors que celles-ci acquièrent tardivement ces mêmes organes, et, en revanche, produisent de fort bonne heure une notocorde jouant le rôle de support. Des différences analogues existent encore dans l'origine du mésoderme; celui des Annélides est engendré par un petit nombre d'initiales, et les espaces dont il se creuse ne communiquent pas avec la cavité intestinale; par contre, celui des Vertébrés provient de deux diverticules volumineux émis par le protendoderme. Ces connexions disparaissent par la suite; elles n'en ont pas moins existé au début du développement, alors qu'elles manquent aux Annélides dans la période correspondante de leur évolution embryonnaire. Il n'est pas jusqu'à la segmentation du mésoderme qui ne montre, dans

son mode d'apparition, des défauts de ressemblance ; celle des uns atteint seulement la partie dorsale de ce feuillet, alors que celle des autres s'exerce sur toute son épaisseur, ne laissant rien en dehors de son action.

Ainsi les faits mêmes, qui paraissent dénoter une certaine relation entre les Annélides et les Vertébrés, ne sont semblables qu'en partie, non dans leur totalité. Pour que les affinités fussent réelles, il faudrait que la concordance soit complète ; or, tel n'est pas le cas. L'origine du mésoderme diffère des premières aux seconds ; sa division métamérique ne s'effectue pas suivant le même procédé ; les organes urinaires sont plus précoces chez celles-là que chez ceux-ci, et leur segmentation aboutit à un tout autre résultat. En somme, il s'agit plutôt, semble-t-il, de ressemblances de surface, de modifications analogues s'exerçant sur des organes d'origine distincte, que d'homologies complètes. L'impression donnée par l'examen des faits est que les Annélides et les Vertébrés n'ont entre eux aucun rapport direct, aucune affinité véritable ; tout se borne à quelques analogies dans le développement de plusieurs appareils.

Cet avis, il convient de le reconnaître, n'est pas celui de tous les biologistes ; mais il est nécessaire de se rendre compte que les partisans de l'opinion opposée s'appuient de préférence sur des suppositions, et non sur des faits. Il est aisé d'imaginer des disparitions d'organes, des accolements ou des scissions ; il est plus difficile d'admettre que de tels phénomènes, ayant eu lieu autrefois dans l'évolution généalogique, n'aient pas laissé dans l'évolution embryonnaire actuelle quelques vestiges de leur ancienne présence ; et, en définitive, il est impossible, en mettant de côté toute théorie et se bornant à étudier les faits, d'accorder quelque créance à des hypothèses alors que ces faits démontrent leur inexactitude.

En recourant à la même méthode pour apprécier si vraiment les affinités des Tuniciers et des Vertébrés sont plus réelles que les précédentes, on voit que telle est bien la na-



ture des choses. Il est certes difficile, en comparant l'un avec l'autre un Tunicier adulte et un Vertébré parvenu au même état, de trouver entre eux la moindre ressemblance ; le corps du premier, inerte et immobile, entouré par une épaisse cuticule qui lui interdit tout mouvement, dépourvu de squelette interne, rappelle peu celui du second, muni de ses os ou de ses cartilages, et capable de se déplacer avec rapidité. Les relations des Tuniciers semblent plutôt tournées du côté des Mollusques acéphales, et cette opinion a été acceptée par un grand nombre de naturalistes, non des moins éminents.

Un examen attentif montre cependant quelques particularités dignes de remarque : les centres nerveux sont dorsaux, la région initiale du tube digestif est modifiée en un organe de respiration. De plus, il ne faut pas l'oublier, certains Tuniciers libres, appartenant au groupe des Appendiculaires et différant en cela de leurs congénères, conservent durant leur vie entière une longue moelle nerveuse dorsale, et un squelette interne représenté par la notocorde ; ils ressemblent donc extrêmement aux Acraniens et aux jeunes embryons des Vertébrés supérieurs.

Ces concordances, déjà suffisamment importantes, sont rendues plus étroites encore par l'étude du développement. Il suffit de se reporter aux pages précédentes pour suivre l'identité parfaite des Tuniciers et des Vertébrés en ce qui touche l'origine des feuilletts et des organes : mésoderme produit de la même façon, centres nerveux et notocorde engendrés de la même manière et disposés suivant le même plan, tout est connexe, sauf ce qui a trait à l'évolution du mésoderme et à l'appareil urinaire segmenté. Celui-ci fait défaut aux Tuniciers ; mais il manque également à l'Amphioxus (Acranien), et n'apparaît qu'assez tard dans l'embryogénie des autres Vertébrés. Son absence chez l'Amphioxus n'empêche pourtant pas de placer ce dernier dans la situation exigée par sa structure, ni de le comprendre parmi les Vertébrés. La même conclusion doit donc être appliquée aux Tuniciers ; leur privation d'organes urinaires

métamériques n'est pas suffisante à elle seule pour balancer l'importance des autres relations, et n'est pas un caractère d'assez haute valeur pour empêcher de rapprocher ces êtres des Vertébrés.

Quant à la considération tirée de l'évolution du mésoderme, segmentaire chez les uns et non chez les autres, il faut se souvenir que toutes les observations embryogéniques conduisent à formuler ce principe : *les différences dans le développement des organes et des tissus sont relativement secondaires, et ne doivent pas masquer les homologues principales qui résultent de la similitude d'origine*. Le feuillet moyen des Tuniciers et celui des Vertébrés naissent de la même manière, par un procédé semblable et aux dépens des mêmes éléments ; leur homologie originelle est donc indiscutable. S'ils se modifient par la suite de façons différentes, si l'un devient plus complexe et plus régulier que l'autre, c'est là une opposition tardive et nullement primitive ; leur origine offre une identité parfaite, et cela suffit dans la question présente.

Divers auteurs admettent bien ces conclusions et consentent à rapprocher ces deux groupes l'un de l'autre ; mais ils essayent ensuite de les placer à côté des Annélides. Comme les particularités essentielles des Tuniciers sont aussi celles des Vertébrés, il en résulte une divergence profonde entre elles et leurs correspondantes des Annélides. Il suffit de relire la part de discussion consacrée à ces dernières pour se convaincre de la réalité du fait ; et, d'une manière générale, ni les Vers annelés, ni l'embranchement des Trochozoaires auquel ils appartiennent, ni même les représentants du type entier des Vers, n'offrent avec les Tuniciers et les Vertébrés d'autres relations que celles établies entre tous les animaux pluricellulaires pourvus dans leur corps d'une cavité péritonéale, c'est-à-dire entre tous les Coelomates.

Ainsi, en employant la méthode comparative, l'appliquant à l'embryogénie, et se bornant à l'examen des faits, la question se trouve tranchée en faveur des affinités des Vertébrés

conservent, comme leur nom l'indique, leur queue et leur notocorde durant leur vie entière ; par contre, ceux de la seconde ne possèdent ces organes que pendant leur existence larvaire, et les perdent lorsqu'ils deviennent adultes. La structure des premiers est, en outre, de beaucoup plus simple que celle des seconds. Ces derniers sont d'organisation relativement complexe ; l'un des principaux indices de supériorité consiste en la présence, autour de la branchie, d'une cavité, nommée *cavité péribranchiale*, qui communique avec le dehors et sert au passage de l'eau. Cet appareil manque constamment aux Pérennicordes.

Si les différences d'organisation sont assez grandes entre les deux classes pour ce qui touche à l'état adulte, il n'en est pas de même lorsqu'on compare les larves des uns aux formes définitives des autres. Les embryons libres des Caducicordes sont entièrement semblables à des Pérennicordes adultes ; ce fait dénote les relations étroites qui unissent les deux groupes. Les Caducicordes correspondent à des Pérennicordes privés de queue, de notocorde, et dont le reste de l'économie parvient à une complexité excessive ; par suite, durant leur vie larvaire, alors qu'ils possèdent une queue et un organisme simple, ils ne montrent aucune des dissemblances qu'ils offrent plus tard.

**VERTÉBRÉS. — Caractères.** — Les caractères des Vertébrés, c'est-à-dire des animaux qui parviennent à posséder l'organisation la plus élevée, sont de deux sortes : les uns leur sont communs avec les autres Notoneures, avec les Tuniciers et les Enteropneustes ; les seconds leur sont propres. Les premiers sont déjà connus ; ils tiennent à l'origine entérocoelienne du coelome, à la situation dorsale des centres nerveux, et à la présence d'une notocorde ; les autres portent, dans leur essence, sur le développement et sur la structure du mésoderme. Ce feuillet acquiert, en effet, une complexité extrême et une disposition remarquable, que l'on ne retrouve nulle part ailleurs. A côté de lui, la notocorde prend aussi

une grande extension ; au lieu de rester limitée dans une région restreinte de l'organisme, elle parcourt le corps entier depuis l'extrémité antérieure jusqu'à l'extrémité postérieure, depuis la tête jusqu'à la queue : d'où le nom de *Céphalocordés* donné aux Vertébrés par certains auteurs, en opposition aux termes d'*Urocordés* et d'*Hémicordés* accordés aux Tuniciers et aux Enteropneustes.

Le mésoderme se divise en deux parties : l'une mésenchymateuse, l'autre épithéliale, et devient double de ce fait. La partie mésenchymateuse donne le tissu conjonctif de l'économie entière, avec tous ses dérivés ; le polycœlome dont elle est creusée constitue à son tour l'appareil irrigateur, différencié en un système sanguin et en un système lymphatique. La part épithéliale se scinde, dans sa région dorsale seulement, en métamères nombreux placés les uns derrière les autres ; les parois de ces métamères, et notamment la splanchnopleure, donnent la musculature, et leurs cavités disparaissent dans le cours du développement embryonnaire. Il n'en est point ainsi pour la région ventrale de l'épithélio-mésoderme, qui reste indivise ; l'oligocœlome qu'elle contient fournit la cavité générale du corps avec ses dépendances, cavité péricardique et cavités pleurales, et sa paroi produit l'endothélium qui limite ces espaces. Une telle scission du feuillet moyen en deux parts, suivie de la segmentation métamérique de l'épithélio-mésoderme dans sa région dorsale, manque aux autres Notoneures, et représente le caractère fondamental de l'organisme des Vertébrés.

Deux autres particularités contribuent également à donner à cet organisme une physionomie spéciale, en ce sens qu'ils manquent aux Tuniciers et aux Enteropneustes, alors que les Vertébrés les possèdent ; mais elles sont moins caractéristiques que les précédentes, tirées de l'extension de la notocorde et de la métamérie du mésoderme, car elles font défaut aux représentants les plus simples de l'embranchement, aux Vertébrés acraniens. Ces deux particularités nouvelles portent sur la présence constante, sauf l'exception

ne portent jamais de poils ni de glandes mammaires ; en ce que l'os occipital ne possède qu'un condyle ; en ce qu'ils sont munis de plusieurs aortes, ou d'une seule artère aorte dont la crosse provient d'un arc aortique droit de l'embryon ; et en ce que leur encéphale ne comporte pas de corps calleux. Les Mammifères offrent la contre-partie des dispositions précédentes : les téguments sont pourvus de poils et renferment, en une région déterminée du corps, des glandes mammaires ; l'os occipital est muni de deux condyles ; l'aorte est unique, et sa crosse dérive d'un arc aortique gauche de l'embryon ; enfin, les deux hémisphères cérébraux de l'encéphale sont unis l'un à l'autre par un corps calleux plus ou moins développé.

La série des Ichthyopsidés, ou des Anallantoïdiens et des Anamniotes, contient six classes : les *Sélaciens*, les *Ganoïdes*, les *Téléostéens*, les *Dipneustes*, les *Stégocéphales* et les *Amphibiens*. Les quatre premières diffèrent des deux suivantes en ce que leurs membres sont des nageoires ; aussi les désigne-t-on fréquemment par le terme commun de *Poissons*. Les Dipneustes doivent être mis de côté parmi ces derniers ; ces animaux possèdent deux appareils respiratoires, des branchies et des poumons ; ceux-ci sont des poches formées aux dépens de la région initiale du tube digestif. Les autres Poissons possèdent seulement des branchies ; les Téléostéens ont, comme leur nom l'indique, un squelette osseux ; les Sélaciens et les Ganoïdes ont par contre un squelette cartilagineux, et cette disposition justifie le terme de *Chondroptérygiens* qui leur est souvent accordé. Les Sélaciens diffèrent des Ganoïdes par plusieurs caractères, dont les principaux tiennent aux branchies ; celles des Ganoïdes sont recouvertes par un opercule, alors que celles des Sélaciens débouchent librement au dehors, et ont l'aspect de fentes placées sur les côtés du cou.

Les deux classes les plus élevées, celles des Stégocéphales et des Amphibiens, sont remarquables en ce que leurs membres n'ont plus l'aspect de nageoires, et sont divisés vers leurs extrémités libres en doigts plus ou moins distincts.

Les Stégocéphales sont tous fossiles ; ils vivaient durant la période primaire et le début de la période secondaire. Ils étaient munis de poumons, mais la plupart d'entre eux possédaient de petites branchies, qui devaient les rendre semblables sous ce rapport à des Dipneustes ; leur crâne se composait d'un grand nombre de pièces, dont plusieurs manquent aux Amphibiens actuels, et était percé sur son sommet d'une ouverture destinée sans doute à encadrer un œil supplémentaire, l'œil pinéal. — Les Amphibiens représentent les formes supérieures des Ichthyopsidés. Sauf le cas d'atrophie secondaire, les membres possèdent des doigts, et n'ont en rien la structure des nageoires des Poissons ; les poumons se trouvent bien développés chez l'adulte, alors que les organes respiratoires larvaires sont des branchies ; parfois ces branchies ne disparaissent point lors du passage à l'état adulte, et coexistent avec les poumons, de manière à permettre à l'animal une double respiration comparable à celle des Dipneustes.

La série des Sauropsidés se compose de deux classes : les *Reptiles* et les *Oiseaux*. Ces deux groupes sont étroitement liés par des êtres fossiles, qui vivaient vers le milieu et à la fin de la période secondaire, et qui établissent un passage de l'un à l'autre. Cette transition n'est pas telle cependant qu'elle ne permette de trouver des caractères différentiels ; les principaux de ces derniers sont basés sur la nature des téguments, qui ne portent chez les Reptiles que des écailles ou des plaques osseuses, alors que ceux des Oiseaux sont munis, soit en totalité, soit en partie, de plumes ; ces dernières manquent toujours aux Reptiles vrais.

La série des Mammifères ne comporte qu'une classe, désignée par le même nom. Ce groupe se subdivise à son tour en deux sous-classes, dont les différences sont telles qu'il serait presque permis de les regarder comme ayant une valeur égale à celle des autres classes des Vertébrés. La première est celle des *Monotrèmes*, encore désignée par les termes d'*Ornithodelphes* et de *Protothériens*. Ces animaux,

tout en étant pourvus de poils et de glandes mammaires, possèdent un cloaque comme les Amphibiens et comme les Sauropsidés ; ils pondent des œufs à la façon de ces derniers, et montrent en surplus diverses autres particularités qui les rapprochent des Ichthyopsidés supérieurs. La seconde sous-classe, ou des *Mammifères vrais*, des *Euthériens*, mériterait, par opposition à la première, le nom de *Di-trèmes*. Le cloaque manque en effet, car l'anus est séparé des orifices génito-urinaires ; en outre, ces animaux sont vivipares, conservent les embryons dans leurs voies sexuelles pendant une période plus ou moins longue, et les nourrissent alors par le moyen d'un *placenta* plus ou moins développé. Ce dernier appareil existe à peine chez les *Marsupiaux*, où il est représenté par quelques villosités placées sur la vésicule ombilicale ; il est de beaucoup plus volumineux chez les *Placentaires* vrais, où il dépend de la vésicule allantoïde. Du reste, à beaucoup d'égards, les Marsupiaux sont intermédiaires aux Monotrèmes et aux Placentaires.

Vertébrés.	{	ACRANIENS .....	Acraniens.
		Cyclostomes .....	Cyclostomes.
	{	CRANIOTES.	Sélaciens.
			Ganoïdes.
			Téléostéens.
			Dipneustes.
	{	Gnathostomes.	Stégocéphales.
			Amphibiens.
			Reptiles.
			Oiseaux.
	{	Sauropsidés ..	Mammifères.
	{	Mammifères ..	

*Affinités.* — La question des affinités naturelles qui unissent entre elles les diverses classes des Vertébrés comporte un certain nombre de considérations préliminaires sur lesquelles les naturalistes contemporains sont loin d'être d'accord. La principale de ces dernières tient à la situation qu'il convient de donner aux Acraniens et aux Cyclostomes. Ces animaux sont, de toute évidence, les plus simples des Vertébrés, et les premiers beaucoup plus que les seconds ; tout

porte à croire qu'ils doivent être placés à la base de la série qui comprend les groupes de l'embranchement. Or Dohrn, suivi en cela par plusieurs auteurs modernes, considère ces êtres comme des Vertébrés dégénérés, c'est-à-dire comme des descendants d'ancêtres plus élevés qu'eux en organisation. Cette assertion renferme une donnée subjective et abstraite, celle de la généalogie, qui ne se prête à aucune certitude matérielle, et dont il importe de ne point se servir *a priori* lorsqu'on établit des affinités ; car ces dernières découlent simplement et strictement des faits. En se basant sur ces derniers, on est bien obligé de reconnaître que les Acraniens, pas plus que les Cyclostomes, ne présentent, dans leur évolution embryonnaire, des phénomènes de régression ; tous leurs organes s'ébauchent et se compliquent sans subir aucune destruction ; les nombreuses études accumulées par Dohrn, malgré leur valeur intrinsèque, ne peuvent rien contre cette constatation. On n'a pas le droit de dépasser la nature, lorsqu'on veut rester dans les limites de la méthode scientifique, ni de supposer et d'élaborer un concept auquel on tâche de rapporter ensuite plusieurs qualités des objets ; toutes ces qualités doivent entrer en compte suivant leur valeur, et tous ces faits donnent par leur comparaison une notion générale, dont il est impossible de s'écarter sans s'exposer à se tromper.

Sous ce rapport, les Acraniens sont certainement les plus simples des Vertébrés, et ne correspondent en rien à des êtres frappés de régression. Les Cyclostomes appartiennent à un degré plus élevé ; tous les systèmes organiques sont de beaucoup plus complexes que leurs correspondants des Acraniens, et le principal d'entre eux, qui règle la disposition des autres, l'appareil squelettique, porte nettement la trace de cette supériorité. Cet appareil n'est pas seulement représenté par la notocorde, mais encore par des pièces supplémentaires, par des vertèbres et un crâne, qui complètent l'action de la notocorde en soutenant les diverses parties de l'économie, et notamment les centres nerveux. Enfin, les



Gnathostomes sont encore plus élevés par la structure; le squelette prend chez eux une extension plus grande et se munit de pièces appendiculaires, dont les unes donnent les os de la face, les autres les os des membres, et les dernières, moins importantes et moins fréquentes, les arcs qui entourent la masse viscérale.

Les Gnathostomes comprennent à leur tour deux séries, dont l'une se compose des seuls Sélaciens, tandis que l'autre, en débutant par les Ganoïdes, renferme toutes les autres classes. Les Sélaciens ne sont pourtant pas complètement isolés des Ganoïdes; ces deux classes offrent un certain nombre de caractères communs qui dénotent des affinités étroites. Si l'on rassemblait ces caractères, on créerait un être synthétique, inférieur à toutes deux et supérieur aux Cyclostomes, auquel ces deux groupes se raccorderaient. Cet être synthétique, avec lequel plusieurs auteurs établissent un type des Prégnaostomes, en le considérant dans l'évolution généalogique, se rapprocherait sans doute beaucoup des *Holocéphales* actuels, qui constituent une sous-classe des Sélaciens.

Des Ganoïdes partent également deux séries, dont l'une va aux Téléostéens, alors que l'autre conduit aux Dipneustes, aux Stégocéphales, et de là aux autres classes des Vertébrés. Les Téléostéens se rattachent aux Ganoïdes par le moyen de plusieurs familles actuelles, appartenant à cette dernière classe, dont le squelette est presque complètement ossifié, et lesquelles les écailles propres aux Ganoïdes (fulcres) n'existent point; les principales de ces formes intermédiaires sont les *Amiadés*. D'autre part, les Dipneustes se rattachent aux Ganoïdes de la famille des *Polyptéridés*. La présence de poumons chez les premiers n'est pas un obstacle à cette relation; ces organes sont essentiellement des diverticules de l'intestin antérieur, et ils sont homologues de la vessie natatoire des Poissons. Cette vessie est simple chez les Ganoïdes, et à paroi épaisse; elle est également simple et à peine plus complexe chez les Dipneustes appartenant à

l'ordre des *Monopneumones*; enfin elle se bifurque, et prend l'aspect de poumons véritables, chez les *Dipneustes* de l'ordre des *Dipneumones*. Ces derniers raccordent par là les Vertébrés à respiration branchiale aux Vertébrés munis de poumons.

Il n'existe aucun Stégocéphale vivant dans la nature actuelle; mais, en revanche, les représentants de cette classe étaient fort nombreux vers la fin de la période primaire et le début de la période secondaire. A en juger d'après l'immense variété des vestiges qu'ils ont laissés, ces animaux offraient un grand nombre de formes différentes; les uns étaient petits, et semblables à des Amphibiens urodèles par leur aspect général; les autres étaient allongés et privés de membres, comme les Serpents; d'autres encore étaient très gros, courts et ramassés. De même que pour les autres animaux fossiles, les restes trouvés ne constituent sans doute qu'une minime partie de ceux qui existent vraiment, et ne donnent qu'une faible idée de la diversité offerte par ces êtres; aussi est-on en droit de penser que les Stégocéphales ont eu autrefois une importance considérable, se sont divisés en un grand nombre de groupes divers, et jouaient, à cette époque reculée, un rôle comparable à celui des Reptiles durant la période secondaire.

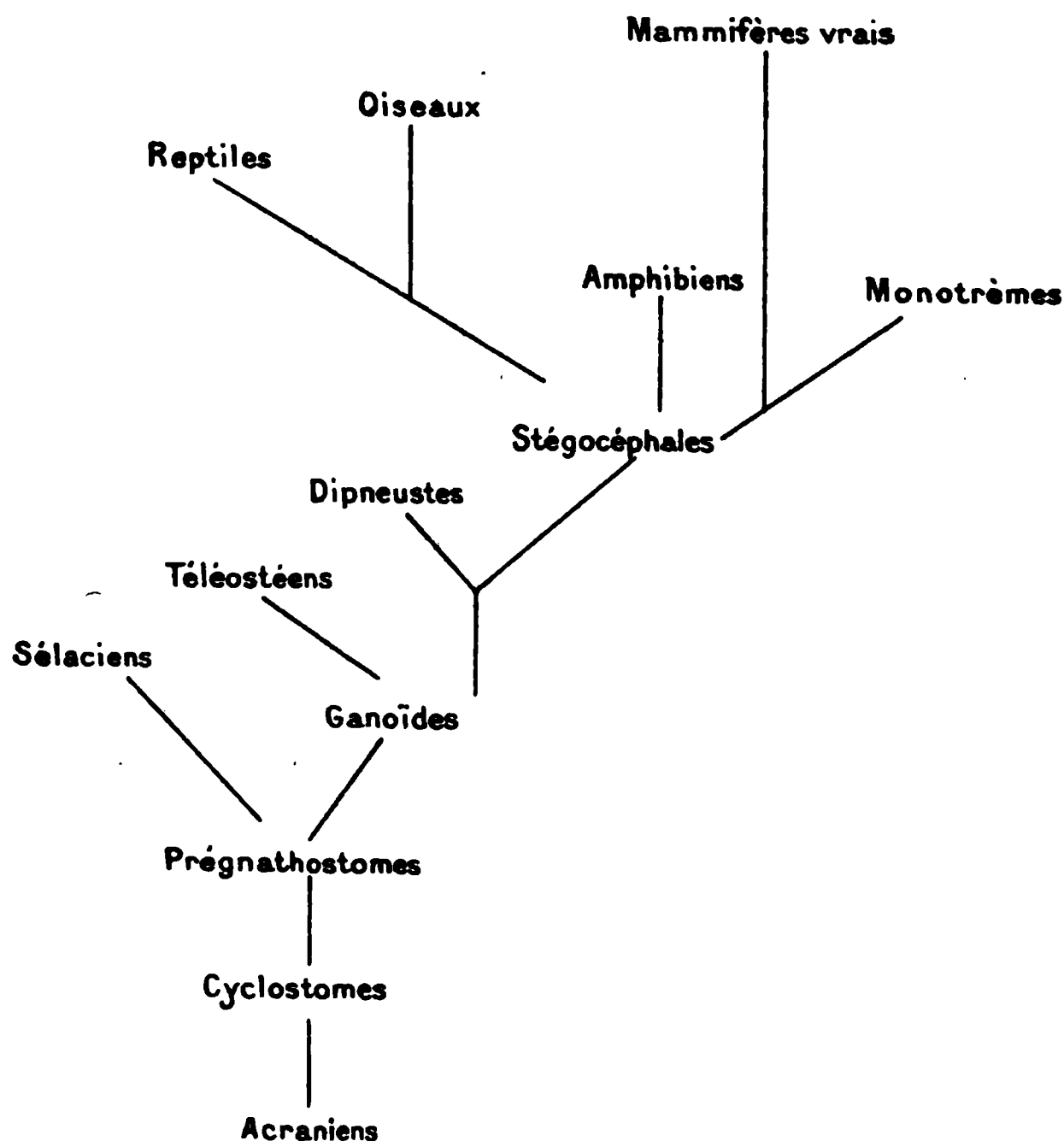
Les Stégocéphales se rattachent aux plus anciens Ganoïdes, aux animaux de cette classe qui vivaient lors du silurien et du dévonien; leurs relations sont identiques à celles des *Dipneustes*, mais elles ne se bornent pas là. La plupart de ces êtres possédaient des arcs branchiaux, et, par suite, des organes de respiration aquatique; d'autre part, la conformation de leurs membres, lorsqu'ils existent, dénote qu'ils étaient capables de se mouvoir sur le sol; ces particularités autorisent à penser qu'ils possédaient des poumons comparables à ceux des *Dipneustes* actuels. Les Stégocéphales étaient vraiment des *Dipneustes*; et par la nature de leur squelette, par leur structure générale, ils paraissent être intermédiaires aux Ganoïdes vrais et aux Vertébrés terrestres.

Ainsi, parmi les Vertébrés inférieurs vivant dans l'eau, les Ganoïdes seuls sont à considérer pour l'établissement des affinités naturelles. Les Stégocéphales se rattachent aux plus anciens d'entre eux ; les Dipneustes s'allient également à plusieurs des représentants de leur classe, et ces deux groupes présentent le caractère commun de posséder en même temps deux appareils respiratoires distincts. Enfin, les Téléostéens qui, sous le rapport du nombre des types secondaires, constituent de beaucoup la plus grande part des Poissons, se rapprochent des Ganoïdes plus récents, de ceux qui apparaissent vers la fin de la période primaire pour se continuer jusqu'à notre époque.

Les Stégocéphales forment donc le groupe intermédiaire, lorsqu'il s'agit de rattacher les Vertébrés terrestres aux Vertébrés inférieurs. Mais la science actuelle est impuissante à pénétrer plus avant, et à exprimer de quelle manière les premiers s'allient aux Stégocéphales. Les seules notions certaines se réduisent aux données suivantes. Les Amphibiens, les Sauropsidés et les Mammifères, constituent trois groupes distincts, qui n'ont entre eux aucune affinité directe. En synthétisant leurs particularités communes, on obtient un être qui présente, sous le rapport des membres et des organes de la respiration, la conformation générale des Stégocéphales. Ces derniers étaient fort répandus autrefois, et comprenaient un grand nombre d'ordres divers, très différents les uns des autres. La conclusion est dès lors très aisée à tirer : c'est parmi les ordres des Stégocéphales qu'il convient de chercher les relations naturelles des trois groupes de Vertébrés terrestres. Seulement les matériaux acquis de nos jours à la paléontologie sont insuffisants, et ne permettent point de préciser à cet égard.

Il n'en est plus de même pour les deux classes des Sauropsidés ; la paléontologie permet de suivre pas à pas les relations qui unissent les Oiseaux aux Reptiles. Les Oiseaux les plus anciens vivaient vers le milieu de la période secondaire, et ressemblaient à des Reptiles ; leur queue seule était

munie de plumes disposées avec régularité de part et d'autre de l'axe médian. Ces oiseaux primitifs, qui appartiennent au genre *Archæopteryx*, se relient aux Reptiles de l'ordre des Dinosauriens. Ils se rattachent d'autre part aux Oiseaux



actuels par l'intermédiaire des *Odontornithes*, également fossiles, mais plus récents, dont la queue était plus courte, dont l'aspect général était bien celui d'un Oiseau, mais dont l'allure générale était lourde encore, et dont le bec était muni de dents.

Quant aux Mammifères, qui tiennent une si grande place dans la nature actuelle, leurs relations avec les Stégocéphales, tout en étant décelées dans leur ensemble par la

comparaison, sont encore plus difficiles à préciser que celles des Sauropsidés et des Amphibiens. Les poils dont ils sont recouverts constituent une forme d'appendices cutanés qui leur est particulière, et dont il est impossible de se représenter les premières ébauches. Les plus simples d'entre eux sont les Monotrèmes qui, par certaines particularités de leur squelette, par la présence d'un cloaque, par leur reproduction au moyen d'œufs volumineux, rappellent les Amphibiens, c'est-à-dire ceux des êtres actuels qui se rapprochent le plus des Stégocéphales disparus. Les Monotrèmes se relient à leur tour aux Mammifères placentaires par l'intermédiaire des Marsupiaux, qui n'ont pas de véritable placenta, mais dont la génération ne s'effectue point par oviparité, et dont les orifices génito-urinaires, tout en étant fort proches de l'anus, et plus que chez les Mammifères supérieurs, sont cependant distincts. Les premiers Mammifères fossiles dont on ait trouvé les vestiges sont des Marsupiaux ; ils vivaient au début de la période secondaire, c'est-à-dire au moment où les Stégocéphales, après avoir pris toute leur importance, commençaient à disparaître.

Les considérations précédentes sont résumées dans le tableau d'affinités de la page 483.

---

# PETIT LEXIQUE

DES TERMES TECHNIQUES EMPLOYÉS DANS LE TEXTE  
D'UNE MANIÈRE COURANTE.

---

**Adaptation.** — Force propre à la matière vivante qui lui permet de se disposer, dans la mesure du possible, en rapport avec l'action que les circonstances environnantes exercent sur elle, et d'acquérir ainsi des qualités nouvelles.

**Adaptation ancestrale.** — Somme des adaptations individuelles acquise par les ancêtres d'un individu donné, et surajoutées les unes aux autres.

**Adaptation individuelle.** — Somme des qualités acquises particulièrement par un individu donné sous l'influence de l'adaptation.

**Alécithe** (à privatif; λέκιθος, vitellus). — Se dit d'un ovule privé de *deutolécithe*.

**Alternance de générations.** — Phénomène consistant en la succession de générations d'origines différentes. (Synonyme de *hétérogenèse*.)

**Analogie.** — Qualité résultant de la comparaison d'*organes analogues*. (Voir HOMOLOGIE.)

**Analogues (organes).** — Organes semblables à cause de l'identité de leurs fonctions, mais n'ayant pas une même origine dans le corps.

**Anatomie** (ανα-τέμνω, je dissèque). — Science qui traite de la structure des êtres vivants pris à leur état définitif ou adulte. Cette science est une des deux parties de la *morphologie* (voir ce mot), l'autre partie étant la morphogénie.

**Archentéron.** — *Entéron* des *gastrules*.

**Autogenèse** (αὐτός, moi-même; γινάω, j'engendre). — Phénomène consistant en ce fait qu'un seul individu joue le rôle de générateur.

**Biologie** (βίος, vie, λόγος, discours). — Science qui traite des êtres vivants.

**Blastocœle** (βλαστέω, je produis; κοῖλος, cavité). — Nom donné à la cavité centrale d'une *blastule*, et aux espaces qui dérivent d'elle dans les phases embryonnaires subséquentes à l'état blastulaire.

**Blastoderme** (βλαστέω, je produis; δέρμα, peau). — Premier groupe cellulaire formé aux dépens de l'ovule fécondé par la segmentation de ce dernier.

**Blastolécithe** (βλαστέω, je produis; λέκιθος, vitellus). — Partie du vitellus ovulaire qui est chargée de se segmenter pour produire les cellules du corps de l'embryon. (Synonymes : *vitellus évolutif*, *vitellus formatif*.)

**Blastomère** (βλαστέω, je produis; μέρος, partie). — Terme employé pour désigner les cellules issues de la segmentation de l'ovule fécondé; ces cellules sont effectivement des parties de l'élément, l'oospore, qui produit l'embryon.

**Blastoplanule** (βλαστέω, je produis; et *planule*). — Phase propre à certains Spongiaires et Hydrozoaires, qui succède à l'état de *blastule*, et répond à une blastule dont le *blastocœle* est comblé par des *endocytes*.

**Blastopore**. — (Synonyme d'*entéropore*.)

**Blastule** (βλαστέω, je produis). — Phase embryonnaire des développements dilatés caractérisée par la forme vésiculaire du *blastoderme*.

**Bourgeonnement**. — (Synonyme de *gemmiparité*.)

**Capacité héréditaire**. — Action, en chaque individu, de sa *partie somatique* sur sa *partie génératrice*, qui permet à toute *adaptation individuelle* de la première de se reproduire dans l'organisme des descendants de cet individu.

**Cavité abdominale**. — Terme employé pour désigner la partie de la *cavité générale* qui est placée dans l'abdomen; souvent cette partie est plus vaste que les autres, ou même représente à elle seule la cavité générale.

**Cavité générale**. — Terme employé pour désigner, dans certains cas, le *cœlome*, ou une partie de ce dernier, lorsqu'il ou lorsqu'elle est fort vaste, de manière à constituer autour des organes internes un ample espace libre.

**Cellules polaires**. — Cellules qui se séparent de l'*ovocyte*; leur départ a pour effet de transformer ce dernier en *ovule* apte à être

fécondé. (Synonymes : *globules polaires*, *globules de rebut*, *corps de direction*.)

**Centrolécithe** (κέντρον, centre; λέκιθος, vitellus). — Se dit d'un ovule dont le *deutolécithe* s'amasse au centre de la substance ovulaire.

**Centrosome**. — Partie de la cellule qui dirige les phénomènes de la division. (Synonymes : *corps accessoire*, *sphère directrice*, *sphère attractive*.)

**Chorion**. — Nom générique donné à toutes les enveloppes ovulaires qui offrent ce caractère commun de n'être pas composées de cellules.

**Cicatricule**. — Masse constituée par du *blastolécithe* et formant une tache sur le *vitellus nutritif* des œufs *télolécithes*.

**Cœlome** (κοίλωμα, cavité). — Cavité creusée dans l'intérieur du mésoderme chez les Métazoaires appartenant à la section des Cœlomates. Ce terme s'applique en général à l'ensemble des cavités mésodermiques, quel que soit leur nombre.

**Cœlomésoderme** (κοίλος, cavité). — *Mésoderme* des Cœlomates, qui contient une cavité propre, le *cœlome*.

**Colonie**. — Groupement d'individus appartenant à plusieurs générations issues les unes des autres par reproduction asexuelle, et réunis par une partie plus ou moins grande de leur corps. (Voir *ZOOÏDE* et *ZOÏTE*.)

**Concurrence vitale**. — Concurrence qui se manifeste entre les êtres vivants pour puiser dans les milieux extérieurs les matériaux nécessaires à l'entretien de la vie.

**Conjugaison**. — Phénomène consistant en l'union de deux, et parfois de plusieurs éléments reproducteurs pour donner un seul germe. Ce terme s'applique de préférence aux Protozoaires.

**Cytophore** (κύτος, cellule; φέρω, je porte). — Grosse cellule centrale du *spermatogemme*, servant à porter les *protospermatis*.

**Cytulaire** (planule). — Planule composée de *cellules*, et ne contenant aucune vésicule vitelline, c'est-à-dire aucun amas localisé de *deutolécithe*.

**Cytulation** (κύτις, cellule). — Phase embryonnaire propre à certains Spongiaires et Hydrozoaires, dans laquelle une *blastule* remplit sa cavité centrale, le *blastocœle*, de cellules, et devient compacte par ce procédé. Les cellules, comblantes, dites *endocytes*, proviennent du *blastoderme* de la blastule.

**Déplacement**. — Phénomène des développements condensés,



qui consiste en l'apparition plus hâtive ou plus tardive d'une ou de plusieurs phases.

**Désuétude.** — Cessation de l'emploi d'un organe.

**Deutolécithe** (δεύτερος, secondaire; λείθος, vitellus). — Partie du vitellus ovulaire qui est chargée de nourrir l'embryon en voie de développement; elle lui fournit les matériaux nutritifs, et ne prend aucune part directe à la formation des cellules. (Synonyme: *vitellus nutritif*.)

**Deutospermatis** (δεύτερος, second; σπέρμα, sperme). — Terme servant à désigner les quatre cellules qui proviennent de la segmentation d'une *protospermatis*, et qui se convertissent en *spermatozoïdes*. Par rapport au *spermatoblaste*, ces cellules sont de *seconde* génération.

**Différenciation.** — Phénomène qui consiste en la division d'un corps homogène en parties douées de qualités différentes.

**Digénèse** (δῖς, deux; γέννω, j'engendre). — Phénomène consistant en ce fait que deux générateurs sont nécessaires pour donner des germes capables de développement. La digénèse comprend deux modes : la *conjugaison* des Protozoaires, et la *fécondation* des Métazoaires. Un terme semblable avait été employé autrefois par Ph. Van Beneden pour désigner l'*alternance de générations*; il n'est plus usité aujourd'hui.

**Directe (planulation).** — Mode de la *planulation* dans lequel tous les *blastomères* se scindent presque en même temps en éléments presque égaux de taille.

**Ectoblaste.** — Terme employé parfois pour désigner l'*ectoderme* de l'embryon.

**Ectoderme** (ἐκτός, dehors; δέρμα, peau). — Feuillet externe; ensemble des couches de tissus qui sont placées à l'extérieur du corps et enveloppent toutes les autres.

**Embolie (gastrule par).** — Synonyme de *gastrulation*. (Voir ce mot.)

**Embryogénie** (ἐμβρυον, embryon; λόγος, discours). — Ensemble des phases du développement embryonnaire d'un individu déterminé ou d'un groupe d'individus déterminés. Ne pas confondre avec l'*embryologie*, qui est la science traitant de la somme des embryogénies particulières.

**Embryologie** (ἐμβρυον, embryon; λόγος, discours). — Science qui traite du développement embryonnaire (ou *évolution embryologique*) des êtres vivants. Cette science est une des deux bran-

ches de la *morphogénie* (voir ce mot), et la seule concrète; l'autre, entièrement abstraite, est la *généalogie* (voir ce mot).

**Endoblaste.** — Terme employé parfois pour désigner l'*endoderme* de l'embryon.

**Endocytes** (ἐνδον, interne; κύτος, cellule). — Cellules qui remplissent le *blastocœle* des *blastules* dans la *cytulation*.

**Endocytulaire (mode).** — (Voir *CYTULATION*.)

**Endoderme** (ἐνδον, dedans; δέρμα, peau). — Feuillet interne; ensemble des couches de tissus qui sont placées dans l'intérieur du corps et sont enveloppées par toutes les autres.

**Entérocoele.** — (Synonyme d'*entérocoelome*.)

**Entérocoelome** (έντερον, intestin; κείλωμα, cavité). — Expression employée pour désigner un *cœlome* qui provient de l'*entéron* embryonnaire.

**Entérocoelomiens.** — Nom donné aux animaux dont la cavité générale est un *entérocoelome*.

**Entéron** (έντερον, intestin). — Cavité centrale de la *gastrule*, qui deviendra plus tard la cavité intestinale de l'adulte.

**Entéropore.** — Orifice extérieur de l'*entéron* d'une *gastrule*.

**Épiblaste.** — (Voir *ECTOBLASTE* et *ECTODERME*.)

**Épibolie (gastrule par).** — (Synonyme de *planulation indirecte*.)

**Épithélio-mésoderme.** — Type de *mésoderme* dans lequel les tissus sont constitués par des couches épithéliales ou par des couches épithélio-musculaires.

**Évolution embryonnaire.** — Ensemble des qualités acquises par un individu depuis sa première origine jusqu'au moment où il atteint son état définitif.

**Évolution généalogique.** — Ensemble des qualités acquises par les êtres organisés depuis l'apparition de la matière vivante sur le globe, et transmises de génération en génération.

**Fécondation.** — Mode de reproduction sexuelle dans lequel les deux sortes d'éléments reproducteurs, l'ovule et le spermatozoïde, sont mis en cause; ils s'unissent pour donner une oospore, qui se développe et forme l'embryon.

**Feuillet blastodermiques.** — Premières couches cellulaires produites par le *blastoderme*, et aux dépens desquelles se forment les tissus et les organes. Il existe d'abord deux feuillets primordiaux, le *protectoderme* et le *protendoderme*, puis trois feuillets définitifs, l'*ectoderme*, le *mésoderme* et l'*endoderme*. (Voir ces mots.)

**Feuillets blastodermiques définitifs.** — Expression employée pour désigner les trois couches cellulaires, l'*ectoderme*, le *mésoderme* et l'*endoderme*, qui proviennent des deux *feuillets blastodermiques primordiaux*, et qui vont produire les tissus et les organes de l'embryon.

**Feuillets blastodermiques primordiaux.** — Expression servant à désigner les deux couches cellulaires, le *protectoderme* et le *protendoderme*, qui proviennent directement du *blastoderme*, et doivent produire les trois feuillets blastodermiques définitifs.

**Feuillets embryonnaires.** — Synonyme de *feuillets blastodermiques*. (Voir ces mots.)

**Fissiparité.** — Mode de reproduction asexuelle dans lequel le générateur se divise en deux ou plusieurs segments qui deviennent autant de descendants.

**Fœtus.** — Embryon renfermé dans des membranes.

**Follicule.** — Ensemble des cellules périphériques de l'*ovogemme*, qui forment une couche enveloppante à l'*ovocyte* et à l'*ovule* issu de lui.

**Gastrulation.** — Procédé de développement embryonnaire comportant une phase de *gastrule*.

**Gastrule** (*gaster*, estomac). — Phase embryonnaire des développements dilatés dans laquelle les deux *feuillets blastodermiques primordiaux* entourent une cavité centrale, l'*entéron*, qui communique avec le dehors par un orifice, et qui est l'ébauche de la cavité intestinale future.

**Gemmiparité.** — Mode de reproduction asexuelle dans lequel le générateur émet un ou plusieurs bourgeons qui deviennent autant de descendants.

**Gemmulation.** — Mode de reproduction asexuelle propre à certains Métazoaires, dans lequel le générateur produit, dans l'intérieur de son corps et aux dépens de ses tissus, plusieurs *gemmules* qui deviennent autant de descendants.

**Gemmule.** — Germe produit dans la *gemmulation*. (Voir ce mot.)

**Généalogie** (γένεσις, j'engendre; λόγος, discours). — Ensemble des notions acquises sur les relations génétiques établies dans le temps entre les êtres vivants.

**Générateur.** — Individu qui engendre des descendants, c'est-à-dire qui extrait de sa substance des parcelles, ou germes, destinées à se développer en descendants.

**Génératrice (partie).** — Partie du corps du générateur qui est employée à produire les germes. — Voir : SOMATIQUE (PARTIE).

**Germes.** — Parcelles engendrées par un générateur pour se développer en descendants.

**Habitude.** — Emploi constant d'un organe.

**Hérédité.** — Force propre à tout être vivant, qui lui permet de transmettre à ses descendants, dans les circonstances normales, toutes les qualités de forme et de fonctions qu'il possède lui-même, et de conserver celles qu'il a.

**Hétérogenèse** (ἑτερος, dissemblable ; γέννω, j'engendre). — Phénomène consistant en la succession de générations d'origines différentes. (Synonyme d'*alternance de générations*.)

**Hétérogénie** (ἑτερος, semblable ; γόνη, germe féminin, ovule). — Succession alternante de générations fécondantes et de générations parthénogénétiques.

**Hétéroparthénogenèse** (ἑτερος, dissemblable ; παρθένος, vierge ; γέννω, j'engendre). — Mode de la parthénogenèse dans lequel les descendants diffèrent de leur générateur sous le rapport de la forme.

**Histolyse** (ἵστός, tissu ; λύω, je dissocie). — Phénomène qui consiste en une dissociation des éléments qui constituent un tissu.

**Holoblastique** (ὅλος, entier ; βλαστέω, je produis). — Qualificatif servant à désigner les ovules qui se divisent complètement pour donner l'embryon.

**Homologie** (ὁμοίος, semblable). — Qualité résultant de la comparaison d'*organes homologues*. (Voir ANALOGIE.)

**Homologues (organes).** — Organes ayant même origine dans le corps.

**Hypoblaste.** — (Voir ENDOBLASTE et ENDODERME.)

**Indirecte (planulation).** — Mode de la planulation dans lequel la scission des *blastomères* commence par une extrémité de l'ovule pour finir à l'extrémité opposée ; les éléments planulaires ainsi produits diffèrent par la taille.

**Initiale.** — Cellule de l'embryon destinée à produire, par sa multiplication, des feuilletts ou des organes déterminés. Ce terme s'emploie substantivement, en lui ajoutant un adjectif désignant le feuillet ou l'organe qui provient de la cellule. Exemple : *initiales mésodermiques, initiales sexuelles*.

**Isoparthénogenèse** (ἴσος, pareil ; παρθένος, vierge ; γέννω, j'engendre). — Mode de la parthénogenèse dans lequel les descendants

ressemblent à leur générateur. (Synonyme : *holoparthénogenèse*.)

**Lacunes.** — Terme générique employé pour désigner les cavités coelomiques creusées dans le mésoderme lorsqu'elles sont nombreuses et de forme irrégulière.

**Larve.** — Embryon libre.

**Lécithique (planule).** — Planule renfermant une certaine quantité de *deutolécithe*.

**Lutte pour la vie.** — (Synonyme de *concurrence vitale*.)

**Lutte vitale.** — Lutte établie, dans chaque parcelle de matière vivante, entre les deux forces qui la sollicitent : l'*hérédité*, qui conserve à cette parcelle les qualités qu'elle possède ; l'*adaptation*, qui modifie les qualités de cette parcelle pour les mieux harmoniser avec les actions des circonstances environnantes.

**Macromères** (μακρός, grand ; μέρος, partie). — Terme employé pour désigner, dans un ovule segmenté dont les *blastomères* sont inégaux, les plus gros de ces derniers.

**Méroblastiques** (μέρος, partie ; βλαστέω, je produis). — Qualificatif employé pour désigner les ovules dont une partie se segmente seule afin de produire l'embryon.

**Mésenchyme** (μέσος, milieu ; εν-κύμα, tissu embryonnaire). — Terme générique accordé aux jeunes tissus embryonnaires dont les cellules sont plongées dans une substance fondamentale, ou intermédiaire, qui les sépare les unes des autres. Comme le mésoderme est surtout le feuillet possédant de tels tissus, ce nom sert à le désigner, sans autre périphrase, dans tous les cas où il consiste effectivement en tissus mésenchymateux.

**Mésoblaste.** — Terme employé parfois pour désigner le *mésoderme* de l'embryon.

**Mésoderme** (μέσος, milieu ; δέρμα, peau). — Feuillet moyen ; ensemble des couches de tissus et d'organes qui sont placés entre l'ectoderme et l'endoderme.

**Mésoderme épithélial.** — (Voir ÉPITHÉLIO-MÉSODERME.)

**Mésoderme mésenchymateux.** — (Voir MÉSENCHYME.)

**Métagenèse** (μέτα, après ; γέννω, j'engendre). — Succession alternante de générations fécondantes et de générations asexuées. A l'origine, ce terme était employé pour désigner la seule reproduction asexuée, et avait été créé par Owen ; comme la reproduction asexuelle alterne de toute nécessité avec la fécondation, il convient d'étendre le sens de cette expression et de le concevoir suivant la définition précédente.

**Métasome** (μέτα, après; σῶμα, corps). — Expression employée pour désigner dans son ensemble le corps de l'adulte par rapport à celui de l'embryon dont il provient. Le corps de l'embryon est, par opposition, nommé *prosoma*.

**Micromères** (μικρός, petit; μέρος, partie). — Terme employé pour désigner, dans un ovule segmenté dont les blastomères sont inégaux, les plus petits de ces derniers.

**Morphogenèse ancestrale**. — Ensemble des qualités relatives à la forme acquise par les êtres organisés depuis l'apparition de la vie sur le globe. (Voir ÉVOLUTION GÉNÉALOGIQUE.)

**Morphogenèse embryonnaire**. — Ensemble des qualités relatives à la forme acquise par un individu depuis sa première origine jusqu'au moment où il atteint son état définitif. (Voir ÉVOLUTION EMBRYONNAIRE.)

**Morphogenèse individuelle**. — (Synonyme de *morphogenèse embryonnaire*.)

**Morphogénie** (μορφή, forme; γένναω, j'engendre). — Science qui traite de la genèse et du développement de la structure des êtres vivants. Cette science est une des deux parties de la *morphologie* (voir ce mot), l'autre partie étant l'anatomie.

**Morphologie** (μορφή, forme; λόγος, discours). — Science qui traite de la structure des êtres vivants. La morphologie est une des deux parties de la *biologie* (voir ce mot), l'autre étant la physiologie.

**Morule** (*morula*, petite mûre). — Première phase embryonnaire des œufs qui contiennent peu ou pas de réserves nutritives; le caractère de cette phase consiste en ce fait que tous les *blastomères* de l'ovule fécondé et segmenté sont rassemblés en un amas compact, de manière à former un corps semblable par l'aspect à une mûre.

**Oligocœlome** (ὀλίγος, peu). — *Cœlome* unique ou divisé en un petit nombre de cavités.

**Omission**. — Phénomène des développements condensés qui consiste en la disparition d'une ou de plusieurs phases.

**Ontogénie** (ὄν, ὄντος, être; γένναω, j'engendre). — Synonyme d'*embryogénie*. (Voir ce mot.)

**Oospore** (ὠόν, œuf; σπόρα, germe). — Germe issu de la fécondation, résultant de l'union d'un ovule avec un spermatozoïde, et se trouvant par là capable de se développer en embryon.

**Ovoblaste** (ὠόν, œuf; βλαστέω, je produis). — Cellule mère pri-

mitive des ovules; sa segmentation produit l'*ovogemme* (voir ce mot). — Synonyme : *ovogonie*.

**Ovocyte** (ὠόν, œuf; κύτος, cellule). — Cellule centrale de l'*ovogemme*, qui deviendra l'*ovule* après avoir émis ses deux *cellules polaires*.

**Ovogemme**. — Amas cellulaire provenant de la segmentation d'un *ovoblaste*.

**Ovule**. — Élément sexuel femelle des Métazoaires.

**Panlécithe** (πᾶν, total; λέκιθος, vitellus). — Se dit d'un ovule pourvu de *deutolécithe* également réparti dans toute la substance ovulaire.

**Parthénogenèse** (παρθένος, vierge; γένναω, j'engendre). — Mode de reproduction sexuelle dans lequel un seul des éléments reproducteurs, l'ovule, est mis en jeu; cet ovule est en effet capable de se développer sans fécondation préalable.

**Pédogenèse** (παῖς, enfant; γένναω, j'engendre). — Mode de la *parthenogenèse*, dans lequel des embryons produisent des ovules capables de se développer sans fécondation préalable. (Synonyme : *pédo-parthénogenèse*.)

**Phase**. — Etat sous lequel se présente un embryon pris à un moment déterminé.

**Phylogénie** (φυλή, espèce, groupe en général; γένναω, j'engendre). — Synonyme de *généalogie*. (Voir ce mot.)

**Physiologie** (φύσις, fonction naturelle, dans son sens le plus large; λόγος, discours). — Science qui traite des fonctions des êtres vivants. La physiologie est une des deux parties de la *biologie* (voir ce mot), l'autre étant la morphologie.

**Planulation**. — Procédé de développement embryonnaire comprenant une phase de *planule*.

**Planule**. — Phase embryonnaire des développements condensés caractérisée par l'aspect compact et massif du *blastoderme*.

**Pléomésoderme** (πλέως, plein). — *Mésoderme* des Cœlentérés, qui ne contient aucune cavité comparable à un cœlome, et se trouve plein par ce fait.

**Polycœlome** (πολύς, beaucoup). — *Cœlome* divisé en un grand nombre de petites cavités.

**Proctéon** (προκτός, anus; εἶναι, être). — Dépression ectodermique s'abouchant avec l'*entéron* pour former l'anus et la région terminale du tube digestif.

**Proctodoeum**. — (Synonyme de *proctéon*.)

**Prosoma** (πρό, avant; σῶμα, corps). — Expression employée pour désigner dans son ensemble le corps de l'embryon.

**Protectoderme** (πρῶτος, premier; ἐκτός, dehors; δέρμα, peau). — *Feuillet blastodermique primordial* et extérieur.

**Protendoderme** (πρῶτος, premier; ἐνδόν, dedans; δέρμα, peau). — *Feuillet blastodermique primordial* et interne.

**Protoplasme** (πρῶτος, premier; πλάσμα, figure façonnée). — Substance qui constitue essentiellement les êtres vivants.

**Protospermatis** (πρῶτος, premier; σπέρμα, sperme). — Cellule provenant de la section du *spermatoblaste*, ou élément de première génération fourni par ce dernier. Toutes les protospermatis issues du même spermatoblaste constituent un amas mommé *spermatogemme*.

**Pseudocœle**. — Expression employée pour désigner les *schizocœles* lorsqu'ils sont *polycœlomiques*.

**Rajeunissement**. — Phénomène consistant en l'union, soit temporaire, soit permanente, de deux germes, et durant laquelle s'effectuent des échanges de la substance nucléaire; ce phénomène accompli, les germes mis en cause sont comme *rajeunis*, car ils possèdent une puissance génétique considérable. Ce terme, créé par les botanistes, appliqué ensuite par Maupas aux Infusoires ciliés, doit être employé dans toute conjugaison ou toute fécondation, car le phénomène qu'il désigne se produit alors avec constance.

**Reproduction**. — Acte par lequel un être organisé sépare de sa propre substance une ou plusieurs parcelles qui se développent, soit isolément, soit après une jonction préalable, en nouveaux êtres. Il existe deux modes de reproduction: la *reproduction sexuée*, et la *reproduction asexuée*.

**Sarcoplasme** (σάρξ, chair; πλάσμα, organe). — Substance contractile des éléments musculaires.

**Schizocœle**. — (Synonyme de *schizocœlome*.)

**Schizocœlome** (σχίζω, je fends; κοίλωμα, cavité). — Expression employée pour désigner un *cœlome* qui provient d'une fente creusée dans l'amas des cellules mésodermiques et ne dérivant en rien de l'entéron embryonnaire.

**Schizocœlomiens**. — Nom donné aux animaux dont la cavité générale est un *schizocœlome*.

**Schizogonie**. — (Synonyme de *fissiparité*.)

**Segmentation**. — Terme générique employé pour désigner le



phénomène de la division cellulaire; s'applique de préférence à l'ovule fécondé.

**Segmentation partielle.** — (Voir MÉROBLASTIQUE.)

**Segmentation totale.** — (Voir HOLOBLASTIQUE.)

**Sélection.** — Phénomène qui aboutit à la survivance des individus les mieux adaptés aux circonstances.

**Somatique (partie).** — Partie du corps du générateur qui n'est pas employée à produire les germes, et sert à assurer toutes les fonctions vitales de l'individu, sauf celles de la genèse des germes. — Voir : GÉNÉRATRICE (PARTIE).

**Splanchnopleure** (σπλάγχνον, viscère; πλευρόν, côté). — Feuillet interne ou *splanchnique* des *épithélio-mésodermes*.

**Spore.** — Germe produit dans la sporulation. (Voir le mot SPORULATION.)

**Sporulation.** — Mode de reproduction propre à la plupart des Protozoaires, dans lequel le générateur se divise rapidement en un grand nombre de parcelles, les *spores*, qui deviennent autant de descendants.

**Stade embryonnaire.** — (Synonyme de *phase*.)

**Stases** (*stare*, arrêter). — Phases durant lesquelles l'aspect extérieur de l'embryon ne subit aucune modification.

**Stoméon** (στόμα, bouche; εἶναι, être). — Dépression ectodermique s'abouchant avec l'*entéron* pour former la bouche et la région initiale du tube digestif.

**Stomodœum.** — (Synonyme de *stoméon*.)

**Tableau d'affinités.** — Diagramme servant à exprimer une classification, et dans lequel les groupes sont disposés suivant leurs affinités naturelles, les plus proches dans la nature étant aussi les plus proches dans le tableau.

**Tableau linéaire.** — Diagramme servant à exprimer une classification, et dans lequel les groupes de même valeur sont rangés en séries linéaires et verticales.

**Somato-mésenchyme.** — Partie du *mésenchyme* des *mésodermes doubles* qui est comprise entre l'*ectoderme* et la *somatopleure* de l'*épithélio-mésoderme*.

**Somatopleure** (σῶμα, corps; πλευρόν, côté). — Feuillet externe ou *somatique* des *épithélio-mésodermes*.

**Spermatie.** — (Synonyme de *deutospermatie*.)

**Spermatoblaste** (σπέρμα, sperme; βλαστέω, je produis). — Cellule mère primitive des spermatozoïdes; sa segmentation produit

le *spermatogemme* (voir ce mot). — Synonymes : *spermoblaste*, *spermogonie*, *spermatogonie*.

**Spermatocyte.** — (Synonyme de *protospermatic*.)

**Spermatogemme.** — Amas de cellules provenant de la segmentation du *spermatoblaste*, et chargées à leur tour de se diviser pour la plupart afin de donner les *spermatices* qui se convertissent en *spermatozoïdes*.

**Spermatozoïde** (σπέρμα, sperme; ζῶον, animal). — Élément sexuel mâle des Métazoaires.

**Splanchno-mésenchyme.** — Partie du *mésenchyme* des *mésodermes doubles* qui est comprise entre l'*endoderme* et la *splanchnopleure* de l'*épithélio-mésoderme*.

**Télolécithe** (τέλος, extrémité; λέκιθος, vitellus). — Se dit d'un ovule dont le *blastolécithe* est séparé du *deutolécithe*, et forme une petite masse ou *cicatricule* placée sur l'une des extrémités de ce dernier.

**Usage.** — Emploi constant d'un organe.

**Vésicule ombilicale.** — Nom souvent donné à la *vésicule vitelline* des embryons des Vertébrés.

**Vésicule vitelline.** — Amas de *deutolécithe* appendu au corps d'un embryon.

**Vitellus.** — Nom particulier donné au protoplasme de l'ovule.

**Vitellus évolutif.** — Encore nommé *vitellus formatif*. (Synonyme de *blastolécithe*.)

**Vitellus nutritif.** — (Synonyme de *deutolécithe*.)

**Zoïte.** — Individu premier d'une *colonie*, qui provient d'un embryon issu de la fécondation, et qui donne naissance aux autres individus, ou *zoïdes*, par le moyen de la reproduction asexuée.

**Zoïdes.** — Individus associés pour constituer une *colonie*.

# LISTE PAR ORDRE ALPHABÉTIQUE

DES AUTEURS CITÉS DANS L'OUVRAGE.

---

- ARISTOTE, *Histoire des animaux*.
- BAER (VON), *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere; Beobachtung und Reflexion*. Königsberg, 1828.
- BALFOUR, *Traité d'embryologie*. Traduction française, Paris, 1883.
- BALL, *les Effets de l'usage et de la désuétude sont-ils héréditaires ?* Paris, 1891 ; traduction française.
- BENEDEN (E. VAN), Recherches sur la composition et sur la signification de l'œuf, in *Mémoires de l'Académie royale des sciences de Belgique*, 1870.
- *Recherches sur les Diéymides*. Bruxelles, 1876.
- Recherches sur la maturation de l'œuf, in *Archives de biologie*. 1883.
- COPE, *Origin of the Fittest*. New-York, 1887.
- COSTE, *Recherches sur la génération des Mammifères*. Paris, 1834.
- *Embryologie comparée*. Paris, 1837.
- CUVIER (G.), *Discours sur les révolutions du globe*.
- *Règne animal* (introduction), 2<sup>e</sup> édit. Paris, 1829.
- DARWIN, *l'Origine des espèces*, traduction française. Paris, 1880.
- DOHRN (A.), Plusieurs mémoires publiés dans les *Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel*.
- DUVAL (M.), De la formation du blastoderme dans l'œuf des Oiseaux, in *Annales des sciences naturelles; zoologie*, 1884.
- *Atlas d'embryologie*. Paris, 1888.
- FLEMMING, *Zellsubstanz, Kern-und Zelltheilung*. Leipzig, 1882.
- FOL (H.), *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, avril 1891.
- GEGENBAUR, *Manuel d'anatomie comparée*, traduction française. Paris, 1874.
- GIARD (A.), Plusieurs mémoires publiés dans les *Archives de zoologie expérimentale*, le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, les *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, la *Revue scientifique* (revue rose), les *Travaux du laboratoire de zoologie marine de Vimereux*.
- GRAFF (VON), *De mulierum organis*, in *Opera omnia*, 1677.

- HÆCKEL (E.). Die Gastrea-Theorie, in *Ienaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft.*, t, VIII en 1875, IX et XI.
- *Histoire de la création naturelle*, traduction française. Paris, 1874.
- *Essais de psychologie cellulaire*, traduction française, Paris, 1880.
- HARVEY, *Exercitationes de generatione animalium*, 1652.
- HATSCHKE, *Lehrbuch der Zoologie*. Iéna, 1891.
- HERTWIG (O.), *Die Chætognathen*. Iéna, 1880.
- Das problem der Befruchtung., des Eies, in *Ienaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft.*, 1884.
- Vergleich. der Eiund Samenbildung bei Nematoden, in *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 1890.
- *Traité d'embryologie de l'homme et des vertébrés*, traduction française. Paris, 1891.
- HERTWIG (R. et O.), *Die Cælom-Theorie*. Iéna, 1881.
- HIS, *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes*. Leipzig, 1868.
- *Unsere Korperform und das Physiologische Problem ihrer Entstehung*. Leipzig, 1875.
- HUXLEY, *la Place de l'homme dans la nature*, traduction française. Paris, 1868.
- *Anatomie comparée des animaux vertébrés*, traduction française. Paris, 1875.
- *Les Sciences naturelles et les Problèmes qu'elles font surgir* (sermons laïques), traduction française. Paris, 1876.
- *Anatomie comparée des animaux invertébrés*, traduction française. Paris, 1877.
- *L'Écrevisse*. Paris, 1880.
- *Les Sciences naturelles et l'Éducation*, traduction française. Paris, 1891.
- Plusieurs mémoires de philosophie zoologique, d'embryologie et d'anatomie comparée publiés dans les recueils spéciaux anglais.
- KÖLLIKER, *Embryologie de l'homme et des animaux supérieurs*, traduction française. Paris, 1882.
- KOWALEVSKY (A.), Plusieurs mémoires dont les principaux sont publiés dans les *Archiv für mikroskopische Anatomie*, les *Mémoires de l'Académie de Saint-Petersbourg*, les *Mémoires du musée de Marseille*; certains de ces derniers en collaboration avec A.-F. Marion.
- LAMARCK (de), *Philosophie zoologique*, nouvelle édit. Paris, 1873.
- LANG. Ueber Gunda segmentata, in *Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel*, 1882.
- Die Polycladen, XI<sup>e</sup> monographie de la *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*.

- MALPIGHI, De formatione pulli; de ovo incubato, in *Opera omnia*, 1687.
- MAUPAS, le Rajeunissement caryogamique chez les Ciliés, in *Archives de zoologie expérimentale*, 1889.
- Divers mémoires publiés dans les *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*.
- METSCHNIKOFF (E.), *Embryologische Studien an Medusen*. Vienne, 1886.
- MILNE EDWARDS (H.), *Introduction à l'étude de la zoologie générale, ou Considérations sur les tendances de la nature dans la constitution du règne animal*. Paris, Masson, 1851.
- *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparées*. Paris, 1867-1881.
- MULLER (Fritz), *Für Darwin*. Leipzig, 1864.
- PANDER, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Eie*. Würzburg, 1817.
- PERRIER (E.), *les Colonies animales et la Formation des organismes*. Paris, 1881.
- *La Philosophie zoologique avant Darwin*. Paris, 1886.
- QUATREFAGES (de), *les Métamorphoses de l'homme et des animaux*. Paris, 1862.
- RAY-LANKESTER, Notes on the embryology and classification of the animal kingdom, in *Quarterly Journal of microscopical Science*, 1877.
- REMAK, *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere*. Berlin, 1850-1855.
- SABATIER (A.), *Recueil des mémoires sur la morphologie des éléments sexuels*. Paris-Montpellier, 1886.
- Divers mémoires publiés dans les *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*.
- SAINT-HILAIRE (Etienne-Geoffroy), *Philosophie anatomique*. Paris, 1818.
- *Principes de philosophie zoologique*. Paris, 1830.
- *Mémoire sur l'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales*. Paris, 1831.
- SPENCER (Herbert), *Principes de biologie*, traduction française. Paris, 1878.
- WALLACE (A.), *le Darwinisme*. Paris. 1891.
- WEISSMANN, *Die Continuität des Keimplasma*. Jena, 1885.
- *Sélection et Hérité*, traduction française. Paris, 1891.
- WOOLF (G.-Fr.), *Theoria generationis*. Halle, 1759.
- *De formatione intestinorum*, 1769, traduit en allemand par Meckel. Halle, 1812.
-

## LISTE DES FIGURES

---

Fig. 1. — Schéma de l'organisation d'un Protozoaire.....	20
Fig. 2. — Phénomènes du rajeunissement des Protozoaires ciliaires.....	25
Fig. 3. — Phénomènes de la conjugaison des Protozoaires....	42
Fig. 4. — Phénomènes de la fissiparité des Protozoaires.....	43
Fig. 5. — Diagramme du bourgeonnement d'une Hydre.....	45
Fig. 6, 7, 8. — Sporulation des Protozoaires.....	48
Fig. 9, 10, 11, 12. — Gemmulation des Trématodes endoparasites.....	50
Fig. 13, 14, 15, 16. — Diagrammes exprimant d'une manière schématique la spermatogenèse des Métazoaires.....	66
Fig. 17, 18, 19, 20. — Diagrammes exprimant d'une manière schématique l'ovogenèse des Métazoaires.....	68
Fig. 21, 22. — Principaux types d'œufs.....	71
Fig. 23, 24, 25. — Genèse des cellules polaires de l'œuf, ou transformation de l'ovocyte en ovule, ou maturation de l'ovule.....	74
Fig. 26, 27, 28. — Diagrammes des principaux types de l'organisation des Métazoaires.....	80
Fig. 29, 30, 31, 32. — Diagrammes exprimant les principales dispositions du blastoderme et de ses feuilletts .....	84
Fig. 33, 34. — Diagrammes exprimant les deux principaux types du développement du mésoderme chez les Coelomates.	88
Fig. 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43. — Figures exprimant, sous la forme de diagrammes, les phases successives de la karyokinèse ou division cellulaire indirecte.....	93
Fig. 44, 45, 46, 47. — Figures exprimant, sous la forme de diagrammes, les phases successives de la fécondation.....	97
Fig. 48, 49. — Phénomènes karyokinétiques consécutifs à la fécondation .....	99
Fig. 50, 51, 52, 53, 54, 55. — Segmentation totale et égale aboutissant à une morule.....	104
Fig. 56, 57. — Segmentation totale, d'abord égale, puis inégale.	105
Fig. 58, 59. — Segmentation totale et constamment inégale...	106

Fig. 60, 61. — Segmentation totale d'un œuf centrolécithe d'Arthropode.....	108
Fig. 62, 63, 64. — Segmentation partielle aboutissant à une planule indirecte lécithique .....	109
Fig. 65. — Diagramme d'une coupe médiane d'embryon formé suivant le type des planules lécithiques.....	110
Fig. 66, 67. — Segmentation partielle d'un œuf centrolécithe d'Arthropode .....	111
Fig. 68, 69, 70. — Diagramme des modifications subies par une morule qui passe à l'état de blastule.....	118
Fig. 71, 72, 73. — Genèse par cytulation mésenchymateuse des feuilletts blastodermiques primordiaux.....	121
Fig. 74, 75. — Genèse de l'entéron et de l'entéropore dans une blastoplanule d'Hydraire.....	122
Fig. 76, 77, 78, 79. — Formation d'une gastrule par invagination.....	126
Fig. 80, 81, 82. — Formation d'une gastrule par incurvation...	128
Fig. 83, 84, 85. — Genèse d'une planule directe.....	134
Fig. 86, 87. — Délimitation des feuilletts blastodermiques définitifs dans une planule cytulaire.....	136
Fig. 88, 89, 90, 91, 92, 93. — Genèse d'une planule indirecte (en relief) .....	138
Fig. 94, 95, 96, 97, 98, 99. — Genèse d'une planule indirecte (sur coupes médianes).....	140
Fig. 100, 101, 102. — Genèse des feuilletts blastodermiques définitifs des Arthropodes.....	167
Fig. 103, 104, 105. — Genèse schizocœlienne d'un mésoderme épithélial.....	169
Fig. 106, 107, 108, 109. — Genèse schizocœlienne d'un mésoderme mésenchymateux.....	171
Fig. 110, 111, 112, 113. — Genèse entérocoœlienne d'un mésoderme épithélial.....	177
Fig. 114, 115. — Genèse entérocoœlienne d'un mésoderme mésenchymateux.....	179
Fig. 116. — Coupe transversale diagrammatique d'un jeune embryon de Vertébré, destiné à montrer les ébauches d'un mésoderme double.....	181
Fig. 117. — Coupe transversale diagrammatique et simplifiée d'un Vertébré pour montrer la constitution de l'organisme à l'aide d'un mésoderme double.....	205
Fig. 118, 119. — Développement de l'appareil digestif dans le cas de genèse planulaire des feuilletts blastodermiques.....	209
Fig. 120, 121. — Développement de l'appareil digestif dans le cas de genèse gastrulaire des feuilletts blastodermiques.....	210

## LISTE DES TABLEAUX

---

Tableau des phénomènes de la genèse des germes.....	34
Tableau des modes de la reproduction asexuée.....	51
Tableau des modes de la parthénogenèse.....	63
Tableau des modes de la segmentation ovulaire.....	113
Tableau des modes de la genèse des feuilletts blastodermiques primordiaux .....	146
Tableau des états définitifs du mésoderme et du coelome....	159
Tableau des modes de développement du mésoderme.....	184
Tableau des principaux types de larves.....	255
Tableau des modes de l'alternance de générations.....	272
Tableau linéaire de la division du règne animal en embranche- ments.....	386
Tableau linéaire de la division en classes des deux embran- chements des Protozoaires.....	389
Tableau linéaire de la division en classes de l'embranchement des Spongiaires.....	393
Tableau linéaire de la division en classes de l'embranchement des Hydrozoaires.....	396
Tableau d'affinités des classes de l'embranchement des Hydro- zoaires.....	397
Tableau linéaire de la division en classes de l'embranchement des Scyphozoaires.....	400
Tableau d'affinités des classes de l'embranchement des Scypho- zoaires.....	400
Tableau linéaire de la division en classes de l'embranchement des Plathelminthes....	406
Tableau d'affinités des classes de l'embranchement des Plathel- minthes.....	407
Tableau d'affinités des classes de l'embranchement des Néma- thelminthes .....	411
Tableau linéaire de la division en classes, et tableau d'affinités de l'embranchement des Trochozoaires.....	424
Tableau linéaire de la division en classes de l'embranchement des Arthropodes.....	438



Tableau d'affinités des classes de l'embranchement des Arthropodes.....	447
Tableau linéaire de la division en classes de l'embranchement des Échinodermes.....	457
Tableau d'affinités des classes de l'embranchement des Échinodermes.....	460
Tableau linéaire de la division en classes de l'embranchement des Vertébrés.....	478
Tableau d'affinités des classes de l'embranchement des Vertébrés.....	484

---

# TABLE ALPHABÉTIQUE

---

## A

Abrégé (développement), 230.  
 Absence, 232.  
 Acanthocéphales, 406.  
 Accélératrice (larve), 244.  
 Acéphales, 421.  
 Acères, 434.  
 Achromatine, 92.  
 Acraniens, 474.  
 Adaptation, 302.  
 — ancestrale, 298, 303.  
 — individuelle, 298, 303.  
 Adaptative (larve), 254.  
 Allantennés, 434.  
 Allantoïdiens, 475.  
 Allovitellien, 260.  
 Alternance (de génération), 260.  
 Amnios, 246.  
 Amniotes, 475.  
 Amœbiens, 388.  
 Amphiaster, 94.  
 Amphibiens, 477.  
 Amphineuriens, 420.  
 Anallantoïdiens, 475.  
 Analogie, 347.  
 Anamniotes, 475.  
 Aneuriens, 390.  
 Annélides, 422.  
 Anthozoaires, 399.  
 Anus de Rusconi, 124.  
 Arachnides, 435.  
 Arbre généalogique, 373.  
 Archentéron, 85.  
 Archiannélides, 423.  
 Archiblaste, 145.  
 Arrénotokie, 62.  
 Arthropodes, 425.  
 Articulés, 425.  
 Astérides, 457.  
 Autogenèse (Métazoaires), 27.  
 — (Protozoaires), 24.

Autosporulation, 47.  
 Auxospore, 25.

## B

Bandelettes mésodermiques, 164.  
 Biantennés, 434.  
 Blastocœle, 117.  
 Blastocœlienne (cavité), 117.  
 Blastoderme, 114.  
 Blastodermiques (feuillet), 114.  
 Blastolécithe, 71.  
 Blastoplanule, 120.  
 Blastopore, 124.  
 Blastulaire (mode), 117.  
 Blastulation, 117.  
 Blastule, 117.  
 — simple, 118.  
 — stratifiée, 118.  
 Bourgeonnement, 43.  
 Brachiés, 456.  
 Brachifères, 421.  
 Brachiopodes, 422.  
 Branchiates, 434.  
 Bryozoaires, 422.

## C

Caducicordes, 463.  
 Calcisponges, 393.  
 Capacité héréditaire, 313.  
 Capsule, 191.  
 Caractère embryonnaire, 356.  
 — entier, 356.  
 Cavité abdominale, 81.  
 — générale, 79.  
 Cellule polaire, 74.  
 Centrosome, 92.  
 Céphalocordés, 465.  
 Céphalophores, 421.  
 Céphalopodes, 421.  
 Cestodes, 405.  
 Chétopodes, 423.

Choanoflagellés, 388.  
 Chætognales, 448.  
 Chondroptérygiens, 476.  
 Chorion, 70.  
 Chromatine, 92.  
 Cicatrice, 103.  
 Circulatoire (appareil), 213.  
 Clasmotose, 215.  
 Cœlentérés, 376.  
 Cœlobrachiés, 422.  
 Cœlomates, 376.  
 Cœlome, 79.  
 — multiple, 155.  
 — oligocœlien, 155.  
 — polycœlien, 155.  
 — simple, 155.  
 Cœlomésoderme, 155.  
 — entérocoœlien, 173.  
 — schizocœlien, 163.  
 Colonie, 38.  
 Complexe (larve), 252.  
 Concurrence vitale, 305.  
 Condensé (développement), 230.  
 Conjonctif (tissu), 189.  
 Conjonctive (fibre), 191.  
 Conjonctivo-musculaire (élé-  
 ment), 199.  
 Conjugaison, 26.  
 Connective (fibre), 191.  
 Continuité de la matière vivante,  
 319.  
 Copulation, 100.  
 Cordés, 384.  
 Craniotes, 474.  
 Crescent (embryon), 237.  
 Crinoïdes, 457.  
 Crustacés, 436.  
 Cténophores, 399.  
 Cuticule, 206.  
 Cyclostomes, 474.  
 Cylindre-axe, 201.  
 Cystides, 456.  
 Cystoflagellés, 388.  
 Cystomorphes, 456.  
 Cytophore, 57.  
 Cytulation, 119.

## D

Dégénèrescent (embryon), 238.  
 Délamination, 123.  
 Déplacement, 233.  
 Désassimilation (organes de),  
 215.

Deutolécithe, 70.  
 Dilaté (développement), 227.  
 Désuétude, 307.  
 Deutocœlome, 156.  
 Deutospermatie, 57.  
 Dicères, 434.  
 Dicyémides, 391.  
 Digenèse des Métazoaires, 28.  
 — des Protozoaires, 26.  
 Digestif (système), 208.  
 Dimorphisme sexuel, 239.  
 Dinoflagellés, 388.  
 Diolcité, 28.  
 Dipneustes, 476.  
 Direct (développement), 230.  
 Division cellulaire, 92.  
 — du travail, 281.  
 Dyaster, 94.

## E

Echinides, 456.  
 Echinodermes, 453.  
 Echiuriens, 423.  
 Ectoblaste, 85.  
 Ectoderme, 79.  
 Elastique (fibre), 191.  
 Embolie, 85.  
 Embolique (gastrulation), 131.  
 Endoblaste, 85.  
 Endocyte, 120.  
 Endocytulaire (mode), 119.  
 Endoderme, 79.  
 Enterocœle, 89.  
 Enterocœliens, 152.  
 Enterocœlomiens, 378.  
 Entéron, 123.  
 Entéropneustes, 461.  
 Entéropore, 123.  
 Entomostracés, 436.  
 Epiblaste, 85.  
 Epibolique (gastrulation), 131.  
 Epithélial (tissu), 188.  
 Epithélio-mésoderme, 182.  
 Epithélio-musculaire (élément),  
 199.  
 Epithélio-nerveux (élément), 188.  
 Epivitellien, 260.  
 Euannélides, 423.  
 Euciliés, 389.  
 Eumollusques, 420.  
 Eunémathelminthes, 409.  
 Eutrochozoaires, 416.

Évolution embryonnaire, 281.  
— généalogique, 282.

## F

Fécondation, 90.  
Femelles parthénogénétiques, 60.  
Feuillets blastodermiques, 82.  
— blastodermiques définitifs, 146.  
— blastodermiques primordiaux, 114.  
Fibrosponges, 393.  
Fissiparité, 40.  
Flagellates, 387.  
Fœtal (développement), 230.  
Fœtus, 223.  
Follicule, 70.  
Foraminifères, 388.  
Fuseau nucléaire, 94.

## G

Ganoïdes, 476.  
Gastéropodes, 421.  
Gastrulaire (procédé), 124.  
Gastrulation, 124.  
— incurvante, 127.  
— invaginante, 125.  
Gastrule, 124.  
Gemmiparité, 43.  
Gemmulation, 49.  
Gemmule, 49.  
Généalogie, 280.  
Générale (cavité), 157.  
Générateur, 21.  
Génération spontanée, 18.  
Génératrice (partie), 30.  
Genèse partielle, 31.  
— totale, 31.  
Géphyriens armés, 423.  
— inermes, 421.  
— tubicoles, 422.  
Germe, 23.  
Glandulaire (tissu), 188.  
Globules de direction, 74.  
— de rebut, 74.  
— polaires, 74.  
Gnathostomes, 474.  
Granulations vitellines, 70.

## H

Habitude, 307.  
Hématobrachiés, 422.  
Hérédité, 309.  
Hermaphroditisme, 27.  
Hétérogamie, 264.  
Hétérogenèse, 260.  
Hétérogonie, 264.  
Hétéroparthénogenèse, 62.  
Hétérotokie, 62.  
Hirudinées, 423.  
Histolyse, 246.  
Hœmolymphatique (système), 213.  
Holoblastique, 105.  
Holothurides, 456.  
Homologie, 347.  
Hydriaires, 396.  
Hydrozoaires, 394.  
Hypoblaste, 85.  
Hypovitelliens, 260.

## I

Ichthyopsidés, 475.  
Infusoires, 389.  
Initiales mésodermiques, 163.  
— sexuelles, 56.  
Insectes, 435.  
Irrigateur (système), 212.  
Isoparthénogenèse, 62.

## K

Karyokinèse, 92.

## L

Lacune mésodermique, 81.  
Lamellibranches, 421.  
Larvaire (développement), 227.  
Larve, 222.  
Loi de la concordance, 342.  
— de la constance d'origine, 344.  
— de l'adaptation embryonnaire, 352.  
— de la fixité des connexions, 348.  
— de la répartition, 362.  
— de l'hérédité embryonnaire, 334.  
— de l'omission, 359.

Loi du déplacement, 360.  
 — embryologiques, 334.  
 — naturelles, 281.  
 Lutte pour la vie, 305.  
 — vitale, 277.  
 Lymphatique (système), 214.

## M

Macrogonidie, 26.  
 Malacostracés, 436.  
 Mâle larvaire, 64.  
 Mammifères, 477.  
 Membrane propre, 162.  
 — vitelline, 69.  
 Méroblastique, 105.  
 Mérostomatés, 434.  
 Mésenchyme, 81, 87.  
 — pariétal, 182.  
 — viscéral, 182.  
 Mésendoderme, 160.  
 Mésentère, 174.  
 Mésoderme, 79.  
 — épithélial, 151.  
 — mésenchymateux, 151.  
 Mésoendoderme, 160.  
 Mésozoaires, 390.  
 Métagenèse, 266.  
 Métamorphose, 228.  
 Métasome, 238.  
 Métazoaires, 375.  
 Méthode naturelle, 363.  
 Microgonidie, 26.  
 Mollusques, 419.  
 Monériens, 388.  
 Monomériques (Trochozoaires), 417.  
 Morphogenèse, 280.  
 — ancestrale, 280.  
 — individuelle, 281.  
 Morule, 85.  
 Mue embryonnaire, 245.  
 Musculaire (tissu), 193.  
 Myriapodes, 435.

## N

Nauplius (larve), 445.  
 Némathelminthes, 407.  
 Nématodes, 409.  
 Némertines, 405.  
 Néphophores, 450.  
 Nerveux (système), 207.

Nerveux (tissu), 199.  
 Notoneures, 384.  
 Noyau accessoire, 95.  
 Nucléole, 69.  
 Nucléoplasme, 92.  
 Nudoflagellés, 388.  
 Nutritive (larve), 253.

## O

OEuf, 70.  
 Oiseaux, 477.  
 Oligocélome, 155.  
 Oligomériques (Trochozoaires), 418.  
 Omission, 232.  
 Onychophores, 450.  
 Oospore, 78.  
 Ophiurides, 457.  
 Organes, 202.  
 Orthonectides, 391.  
 Osseux (tissu), 193.  
 Ovaire, 56.  
 Oviparité, 100.  
 Ovoblaste, 57.  
 Ovocentre, 96.  
 Ovocyte, 58.  
 Ovogemme, 58.  
 Ovogonie, 57.  
 Ovoviviparité, 100.  
 Ovule (genèse), 58.  
 Ovule (structure), 67.  
 Ovule alécithe, 102.  
 — centrolécithe, 103.  
 — holoblastique, 72.  
 — méroblastique, 72.  
 — panlécithe, 102.  
 — télolécithe, 102.

## P

Pangenèse, 322.  
 Parablastiques (tissus), 145.  
 Parenchymula, 87.  
 Parthénogenèse, 60.  
 Pédogenèse, 61.  
 Pentactule (larve), 460.  
 Pentazon, 460.  
 Pérennicordes, 463.  
 Phagocyte, 87.  
 Phagocytella-théorie, 87.  
 Phanères, 206.  
 Phoronidiens, 422.  
 Phylogénie, 280.

Physiogenèse, 280.

Placenta, 258.

Planulation, 130.

— directe, 134.

— indirecte, 137.

Planule (en général), 86.

— alécithique, 133.

— cytulaire, 133.

— lécithique, 133.

— directe, 134.

— indirecte, 137.

Plathelminthes, 401.

Platodes, 401.

Platypodes, 421.

Pléomésoderme, 155-160.

Podozoon, 441.

Poissons, 476.

Polycœlome, 155.

Polymériques (Trochozoaires),  
417.

Prémollusques, 420.

Prénémathelminthes, 409.

Prénoyau femelle, 91.

— mâle, 91.

Prétrochozoaires, 416.

Primaire (larve), 247.

Proctéon, 211.

Proctodœum, 211.

Progenèse, 63.

Pronucleus femelle, 91.

— mâle, 91.

Prosoma, 238.

Protandrie, 63.

Protectoderme, 114.

Protendoderme, 114.

Protistes, 388.

Protogynie, 63.

Protoplasme, 4.

Protospermie, 57.

Protozoaires, 375.

— ciliaires, 387.

— sarcodaires, 387.

Protrachéates, 450.

Pseudannélides, 422.

Pseudocœliens, 152.

Ptéropodes, 421.

Pycnogonides, 435.

## Q

Quadriantennés, 434.

## R

Rajeunissement, 24.

Reins, 215.

Reproduction (généralités), 17.

— asexuée, 38.

— sexuée, 53.

Reproductrice (larve), 253.

Reptiles, 477.

Respiratoire (appareil), 215.

Retardataire (larve), 244.

Rhyncophores, 421.

Rotifères, 417.

## S

Sanguin (système), 213.

Sarcoleme, 196.

Sarcoplasme, 188.

Sauropsidés, 477.

Schizocœle, 89.

Schizocœlomiens, 378.

Schizogonie, 40.

Sclérite, 192.

Scyphoméduses, 399.

Scyphozoaires, 397.

Scyphozoon, 400.

Scyphule (larve), 400.

Secondaire (larve), 248.

Segmentation, 101.

— partielle, 110.

— totale, 105.

Sélaciens, 476.

Sélection, 304.

Sexuels (organes), 216.

Simple (larve), 252.

Siphonophores, 396.

Sipunculiens, 421.

Solénoconques, 420.

Somatique (partie), 30.

Somato-mésenchyme, 182.

Somatopleure, 81.

Spermie, 57.

Spermatoblaste, 57.

Spermatocyte, 57.

Spermatogemme, 57.

Spermatozoïde, 65.

Spermocentre, 96.

Spermogonie, 57.

Sphère attractive, 95.

Spicule, 192.

Splanchno-mésenchyme, 182.

Splanchnopleure, 81.

Spongiaires, 392.  
 Spore, 47.  
 Sporocyste, 51.  
 Sporozoaires, 388.  
 Sporulation, 47.  
 Stationnaire (embryon), 239.  
 Stégocéphales, 476.  
 Sternaspidiens, 423.  
 Stolon, 46.  
 Stoméon, 210.  
 Stomodœum, 210.

## T

Tableaux d'affinités, 374.  
 — linéaires, 373.  
 Tache de Wagner, 69.  
 Téguments, 206.  
 Téléostéens, 476.  
 Tentaculifères (Protozoaires), 389.  
 Tentaculifères (Trochozoaires),  
 419.  
 Test, 206.  
 Testicule, 56.  
 Têtard, 224.  
 Tétracères, 434.  
 Thélytokie, 62.  
 Tissus, 185.  
 Tornaria (larve), 461.  
 Trachéates, 434.  
 Trématodes, 405.  
 Trilobites, 435.

Trochophore (larve), 411.  
 Trochozoaires, 411.  
 Trochozoon, 411.  
 Tuniciers, 462.  
 Turbellariés, 403.

## U

Unisexualité, 28.  
 Urocordés, 463.  
 Usage, 307.

## V

Vélifères, 419.  
 Vers, 381.  
 — acœliens, 402.  
 Vertébrés, 464.  
 Vésiculaires, 388.  
 Vésicule germinative, 69.  
 — vitelline, 111.  
 Vitellus, 69.  
 — évolutif, 71.  
 — formatif, 71.  
 — nutritif, 70.  
 Viviparité, 100.

## Z

Zoe (larve), 445.  
 Zoïte, 39.  
 Zooïde, 39.









**RETURN TO** **BIOLOGY LIBRARY**  
3503 Life Sciences Bldg. 642-2531

LOAN PERIOD 1 <b>QUARTER</b>	2	3
4	5	6

ALL BOOKS MAY BE RECALLED AFTER 7 DAYS  
Renewed books are subject to immediate recall

**DUE DUE AS STAMPED BELOW**

JAN 7 1981

Subject to Recall  
Immediately

JAN 26 '81

BIOLOGY LIBRARY

U. C. BERKELEY LIBRARIES



C045804328

